ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 76

7

ИЮЛЬ

„НАУКА"
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1991

УДК 582.594.2:581.4:576.12
© 1991 г.

Л. В. Аверьянов

ОСНОВНЫЕ ПУТИ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ В СЕМЕЙСТВЕ *ORCHIDACEAE*

L. V. AVERYANOV. MAIN TRENDS OF THE MORPHOLOGICAL EVOLUTION OF THE *ORCHIDACEAE* FAMILY

На основе изучения преимущественно евразиатских представителей семейства выявлены и излагаются основные предполагаемые пути специализации корня, листа, стебля и цветка орхидных от их предположительного гипотетического предка.

Орхидные, составляющие около 40% видов однодольных растений (F. N. Rasmussen, 1985), являются наиболее крупным семейством цветковых, включающим в настоящее время не менее 750 родов и около 25 000 видов (Dressler, 1981; F. N. Rasmussen, 1985; Аверьянов, 1990а). Несмотря на все свое разнообразие, орхидные представляют довольно целостную группу, и выделение некоторыми авторами наряду с *Orchidaceae* s. str. семейств *Apostasiaceae* Lindl. и *Cypripediaceae* Lindl. (Lindley, 1833; Vermeulen, 1966; Hutchinson, 1973; Dahlgren, Clifford, 1982; Dahlgren, 1983; F. N. Rasmussen, 1985), на наш взгляд, не имеет достаточных оснований, что подтверждается специальными исследованиями онтогенеза цветка (Vogel de, 1969; Rao, 1974; Kumar, Manilal, 1988). Нам кажется, правильнее объединять все орхидные в рамках монотипного порядка *Orchidales* с единственным сем. *Orchidaceae* Juss. (Cronquist, 1981; Тахтаджян, 1987; Chen, 1982), включающим 6 подсемейств — *Apostasioideae* Reichenb., *Cypripedioideae* Lindl., *Neottioideae* Lindl., *Orchidoideae*, *Epidendroideae* Lindl. и *Vandoideae* Endl. (Garay, 1960, 1972; Dressler, 1981, 1983; Thorne, 1983; Аверьянов, 1990а, б, 1991а, б). На основании анализа литературных данных, а также собственных исследований преимущественно евразиатских орхидных нами выявлены предполагаемые пути морфологической эволюции корня, листа, стебля и цветка в сем. *Orchidaceae* Juss.

Эволюция корневой системы

Корневая система предков орхидных состояла, по всей видимости, из немногочисленных более или менее сочных придаточных корней, отходящих от корневища по всей его длине. В таком виде она сохранилась у очень многих современных представителей семейства. В случае формирования укороченного корневища корни сближаются в основании стебля, образуя типичную мочковатую корневую систему (*Cephalanthera* Rich., *Epipactis* Zinn., *Listera* R. Br., *Neottia* Guett.). При этом на пути приспособления к сезонности климата часто происходит постепенное утолщение оснований корней как способ накопления питательных веществ на период неблагоприятных условий (*Spiranthinae* Lindl., *Orchidoideae*). Эволюционное завершение на современной стадии развития этот процесс находит в появлении подземного цельного, ежегодно сменяющегося запасающего органа — так называемого стеблекорневого тубероида (Dressler, 1981), который образуется от срастания части корней и корневища при сохранении их проводящих систем (Ogura, 1953; Kumazawa, 1956, 1958). Орхидные, образующие стеблекорневой тубероид (*Orchidoideae*), по своей жизненной форме приблизившись к эфемероидам, оказались способными заселить засушливые и даже аридные области Земли. У других видов (*Cheirostylis* Blume) корни исчезают, срастаясь с мясистым корневищем по отдельности и образуя отстоящие друг от друга так называемые корневые бугорки, густо покрытые корневыми волосками (Burgeff, 1932), либо корни редуцируются полностью, преимущественно у сапрофитных видов (*Corallorhiza* Chatel, *Epipogium* Borkh.). В некоторых случаях у ряда представителей семейства (*Cleistes* Lindl., *Tropidia* Lindl.) наблюдается появление различных клубневидных образований за счет утолщения отдельных участков обычно тонкого корня. Большинство эпифитных орхидей имеет воздушные корни, которые нередко вообще не соприкасаются с субстратом. Обычно эти корни покрыты одно- или многослойной губчатой мертвой тканью, называемой веламеном, который происходит из эпидермиса и служит для адсорбции атмосферной влаги.[1] Нередко здесь поселяются грибы и сине-зеленые водоросли, создающие дополнительный органический субстрат, столь необходимый растению при эпифитном образе жизни. В исключительных случаях веламен состоит из 10 и более слоев клеток. Это наблюдается у таких высоко специализированных эпифитных родов орхидных, как *Cyrtopodium* R. Br., *Dendrobium* Sw., *Bifrenaria* Lindl., *Ansellia* Lindl., *Oeceoclades* Lindl., *Catasetum* Rich., *Stanhopea* Hook., *Peristeria* Hook. Хорошо развитый веламен иногда встречается и у наземных видов из родов *Paphiopedilum* Pfitz., *Tainia* Blume, *Eulophia* Lindl. (Pridgeon, 1987). Толщина веламена, в отличие от тонкого строения стенок слагающих его клеток, является обычно очень подвижным признаком, сильно изменчивым даже в пределах одной особи. Стенки клеток веламена проявляют определенную тенденцию к усложнению, приобретая разнообразные выросты, вторичные утолщения, образуя тилосомы различного строения (Pridgeon et al., 1983). Этот процесс специализации имеет адаптивное выражение в разрыхлении ткани и увеличении ее гигроскопических свойств. Высокая специализация корня наземных и, особенно, эпифитных орхидей (преимущественно представителей *Vandoideae*) заключается также в способности их корней к фотосинтезу, который происходит в хлорофиллоносных паренхимных клетках кортекса. Корни при этом становятся часто плоскими, частично (*Phalaenopsis* Blume, *Chiloschista* Lindl.) или даже полностью (*Taeniophyllum* Blume) принимая на себя функцию листьев.[2] Проводящая система корня сохраняет в большинстве случаев довольно примитивное строение. Наличие сосудов с лестничной и простой перфорацией здесь отмечается в подсемействах *Apostasioideae* (Wagner, 1977; Cheadle et al., 1989), *Cypripedioideae* (Rosso, 1966) и лишь у очень немногих представителей подсемейств *Epidendroideae* (*Dendrobium*, *Pogoniopsis* Reichenb. f., *Vanilla* Mill.) и *Vandoideae* (*Vanda* R. Br.) (Wagner, 1977). Редкой для однодольных особенностью является способность корней некоторых орхидных (*Listera*, *Pogonia* Juss., *Phalaenopsis*) образовывать придаточные почки, способные формировать дочерние побеги (Stoutamire, 1974).

Основные направления специализации корня кратко можно изложить следующим образом: 1. Утолщение всего или только части корня с образованием клубневидных запасающих органов; 2. Сближение корней на укороченном корневище в основании стебля —→ утолщение оснований корней —→ срастание рудиментарного корневища и мясистых оснований корней —→ образование пальматного, цельного короткоцилиндрического и, наконец, сферического стеблекорневого тубероида; 3. Срастание корней с корневищем при образовании корневых бугорков —→ полная редукция корней; 4. Нарушение положительного геотропизма при нарастании корня —→ формирование воздушных корней —→ образование воздушными корнями эпифитных орхидей специальных корзинковидных или гнездовидных образований, задерживающих разлагающиеся растительные останки и влагу; 5. Формирование на поверхности корня однослойного веламена —→ формирование многослойного веламена; 6. Стенки клеток веламена простые —→ появление на стенках клеток веламена разнообразных вторичных утолщений —→ образование стенками клеток веламена тилосом различного строения; 7. Появление в паренхимных клетках кортекса корня хлорофилла —→ уплощение корня —→ приобретение корнем доминирующей ассимиляционной функции при частичной или полной редукции листьев; 8. Появление способности у корня к образованию им придаточных почек; 9. Появление в проводящей системе корня наряду с трахеидами настоящих сосудов.

---

[1] Образование веламена не является уникальной особенностью корня орхидных и наблюдается у представителей ряда сравнительно менее специализированных семейств однодольных, таких как *Araceae* Juss., *Liliaceae* Juss. s. str., *Dioscoreaceae* R. Br., *Taccaceae* Dumort., *Amaryllidaceae* J. Agardh, *Commelinaceae* R. Br. и др. (Dahlgren, Clifford, 1982).

[2] Роль устьиц в этом случае выполняют развитые пневматоды.

Эволюция жизненной формы и стебля

Вместе с большинством исследователей эволюции орхидных (Holttum, 1955; Dressler, 1981, 1983; Benzing, Atwood, 1984) мы считаем наиболее близким к анцестральной форме семейства гипотетическое травянистое растение с простым неутолщенным прямостоячим малолетним стеблем, несущим расставленные, спирально расположенные пликатные листья и терминальное соцветие.[3] Многолетний характер предположительного предка орхидных определялся наличием придаточных почек в основании стебля, из которых могли развиваться дочерние побеги, которые в своей горизонтальной части представляли фактически короткое корневище. Уже для предковых форм орхидных, по-видимому, было характерно наличие в узлах интеркалярной меристемы и придаточных почек, защищенных влагалищами листьев. Целый ряд наземных орхидных до настоящего времени в целом сохранил такое строение (*Cypripedium* L., *Epipactis*, *Cephalanthera*). Нередко у них формируются, кроме этого, более или менее длинные корневища или столоны. Близким вариантом побега является формирование растением сочного лежачего олиственного стебля, укореняющегося по всей своей длине и приподнимающегося лишь при образовании терминального цветоноса (*Goodyerinae* Klotzsch). Частичное одревеснение стебля с образованием у некоторых современных видов семейства кустовидного облика (*Acampe* Lindl., *Apostasia* Blume, *Corymborkis* Thouars, *Tropidia*) представляет, по нашему мнению, вторичное явление и сопряжено также с относительно более высокой степенью специализации проводящей системы (Cheadle et al., 1989), которая в стебле орхидных часто представлена не только трахеидами, но и сосудами преимущественно с лестничной перфорацией (Wagner, 1977). Дальнейшая эволюция стебля у представителей семейства проходила в самых различных направлениях.[4] Одним из них является утолщение всех, только нескольких или одного междоузлия при сохранении симподиального типа побеговой системы (большинство представителей *Epidendroideae*). Утолщенная часть стебля в этом случае носит название псевдобульбы, или туберидия, и сохраняет терминальное или приобретает боковое расположение соцветия. Псевдобульбы у орхидных морфологически чрезвычайно разнообразны и обычно располагаются на неутолщенном ползучем корневище (*Coelogyne* Lindl., *Bulbophyllum* Thouars).[5] Однако иногда ползучий стебель вообще не несет утолщений (*Adrorhizon* Hook. f., *Sirhookera* Kuntze), а в ряде случаев становится лазающим одревесневающим (*Renanthera* Lour.) или лиановидным сочным фотосинтезирующим (*Vanilla*), а изредка и бесцветным сапрофитным, достигая при этом иногда гигантских размеров (*Erythrorchis* Blume).[6] В некоторых случаях, наоборот, выраженное корневище не образуется, а стебель составлен примыкающими друг к другу одночленными псевдобульбами (*Otochilus* Lindl., *Pholidota articulata* Lindl.). Предельное выражение симподиального роста наблюдается у наземных орхидных при приспособлении их к сезонности климата (Аверьянов, 1983а—в; Averyanov, 1990). Утолщенный стебель здесь последовательно образует сначала мясистый зеленый туберидий (*Acanthephippium* Blume, *Phaius* Lour.), затем наземный зеленый (*Geodorum* G. Jackson) или подземный бесцветный клубень[7] (*Eulophia*, *Spathoglottis* Blume) и, наконец, стеблекорневой тубероид, когда редуцированный стебель срастается с мясистыми основаниями корней (*Orchidoideae*);[8] либо стебель, оставаясь тонким, становится укороченным, образуя розетку листьев (*Cypripedioideae, Spiranthinae*). Образование развитого подземного клубня иногда связано с переходом видов к почти целиком подземному сапрофитному образу жизни, когда надземной частью растения являются только его соцветие и цветонос (*Epipogium, Corallorhiza, Rhizantella* R. S. Rogers). Во многих случаях у эпифитных орхидных в различных линиях эволюции происходит переход к моноподиальному типу роста (*Vandoideae*).[9] Стебель таких орхидей никогда не образует псевдобульб или иных утолщений, а соцветие всегда является боковым. В отличие от стебля орхидных с симподиальными побегами он способен к непрерывному потенциально неограниченному однонаправленному нарастанию при постепенном отмирании своей базальной части. Стебель моноподиальных орхидей может быть очень длинным лиановидным (*Renanthera, Trichoglottis* Blume) или коротким, иногда, когда взрослое растение образует розетку листьев (*Doritis* Lindl., *Ornithochilus* Benth., *Phalaenopsis*) или корней (*Chiloschista, Taeniophyllum*), может почти полностью редуцироваться. Стебель большинства орхидных обычно зеленый, он частично или в редких случаях даже целиком [*Vanilla*, *Bulbophyllum* sect. *Macrocaulia* (Blume) Aver., *Eria* Lindl. sect. *Conchidium* Lindl.] может принимать на себя функцию фотосинтеза.

---

[3] В этом отношении мы разделяем точку зрения Н. Н. Цвелева (1977) о том, что именно травянистая жизненная форма была исходной не только для однодольных, но и вообще для покрытосемянных растений.

[4] Обзор и попытка классификации различных вариантов видоизменения стебля орхидных (так называемых побеговых систем) изложены в работе Е. С. Смирновой (1990).

[5] Псевдобульбы являются не только запасающими, но и фотосинтезирующими органами, выполняя ассимиляционную функцию после опадания листьев, иногда на протяжении многих месяцев.

Главные пути специализации и видоизменения стебля орхидных от предположительного исходного типа следующие: 1. Образование наряду с надземным стеблем длинных подземных корневищ или столонов; 2. Утолщение стебля по всей своей длине —→ формирование веретеновидного многочленного мясистого туберидия —→ образование эллиптической псевдобульбы (туберидия) только из нескольких междоузлий —→ появление яйцевидных, а затем сферических и, наконец, уплощенных (чечевицеобразных) псевдобульб, состоящих из единственного междоузлия и располагающихся на тонком ползучем корневище (стебле) —→ редукция псевдобульб, когда листья (и соцветия) располагаются непосредственно на тонком ползучем корневище; 3. Утолщение основания стебля с образованием зеленой наземной псевдобульбы из нескольких междоузлий —→ образование подземного бесцветного клубня (иногда с редукцией листьев и переходом растения к сапрофитному образу жизни) —→ образование стеблекорневого тубероида; 4. Редукция стебля с образованием розеточного растения; 5. Полегание сочного зеленого стебля с формированием ползучего укореняющегося в узлах (и приподнимающегося при цветении) побега —→ образование лиановидного сочного стебля (иногда с редукцией листьев или даже с переходом к сапрофитному образу жизни); 6. Приобретение стеблем доминирующей ассимиляционной функции при частичной или полной утрате растением листьев; 7. Переход от симподиального типа нарастания побегов к моноподиальному росту —→ формирование лазающих одревесневающих лиан или, напротив, почти розеточных (вторично симподиальных?) форм; 8. Частичное одревесневание стебля при образовании кустовидного облика растения.

---

[6] Представители этого рода [*E. altissima* (Blume) Blume, *E. ochobiensis* (Hayata) Garay] имеют лиановидный стебель, достигающий более 20 м длины, и являются, по-видимому, наиболее крупными сапрофитами растительного мира.

[7] В ряде случаев такой клубень фактически представляет из себя клубнелуковицу.

[8] Неудивительно, что в этом случае вегетативное размножение таких растений в культуре удается при делении именно стеблекорневого тубероида (Собко, 1980), а не черенкованием надземного стебля, который здесь является фактически олиственным цветоносом, хотя и имеющим во время своего формирования в узлах интеркалярные меристемы, но никогда не закладывающим придаточных почек.

[9] Разделение орхидных на группу симподиальных и моноподиальных видов до известной степени условно. С одной стороны, в таких «симподиальных» родах, как *Dendrobium*, имеются виды, проявляющие моноподиальный неограниченный рост побега (*D. lobbii* Teijsm. et Binnend., *D. sociale* J. J. Smith), с другой стороны, у представителей ряда «моноподиальных» родов стебель активно ветвится в своем основании, образуя множество отдельных моноподиальных побегов, частично ограниченных в росте, а растение принимает внешнее сходство с симподиальными орхидеями, как это наблюдается у видов родов *Schoenorchis* Blume и *Adenoncos* Blume.

Эволюция и видоизменение листа

Предположительный предок орхидных обладал, по-видимому, широкими, плоскими, пликатными листьями мезофильного облика наподобие листьев современных представителей родов *Cypripedium*, *Epipactis*, *Tropidia* и др. Такой лист изначально имел множественную продольную складчатость и множество равноценных (или почти равноценных) продольных жилок, а в почке был свернут в трубку, которая разворачивалась по мере формирования листовой пластинки. Этот так называемый конволютный тип развития листа до настоящего времени очень характерен для огромного большинства наземных, сравнительно менее специализированных орхидных. Листья в этом случае обычно тонкие, травянистые, чаще однолетние с небольшим периодом жизни. В большинстве случаев они сидячие в основании с развитым влагалищем и эллиптической формой листовой пластинки. Уже позже у некоторых орхидных формируется черешок (*Nephelaphyllum* Blume, *Tainia*), а пластинка листа в особых случаях может становиться почковидной (*Nervilia* Gaudich., *Pogonia*), глубоколопастной (*Acianthus bracteatus* Rendle) или даже закручивается наподобие усика [*Thelymitra spiralis* (Lindl.) F. Muell.]. У более продвинутых эпифитных орхидей чаще образуются кондупликатные (продольно сложенные), кожистые, жесткие, многолетние листья с одной главной продольной жилкой. В почкосложении такие листья V-образно (на поперечном срезе) сложены и представляют так называемый дупликатный тип развития листа (Dressler, 1981), при котором обычно формируются кондупликатные, но могут образовываться и пликатные листья. Жилкование листовой пластинки у орхидных в подавляющем большинстве параллельное, но изредка у некоторых видов встречается и сетчатое жилкование листа (*Vanilla*, *Nervilla*, *Pogonia*). Проводящая система у менее продвинутых орхидей (*Cypripedioideae*) представлена исключительно трахеидами, однако в листьях представителей более продвинутых родов, таких как *Epidendrum* L., *Scaphyglottis* Poeppig et Endl., отмечается наличие сосудов (Wagner, 1977). Продвинутым признаком на пути приспособления к эпифитному образу жизни в условиях резкой контрастности увлажнения является формирование сочленения в основании листа и появление листопадности, становление которой хорошо прослеживается у видов из родов *Liparis* Rich., *Oberonia* Lindl. и др. Эволюция ряда ксерофильных эпифитных орхидных приводит к последовательному формированию мясистых, треугольных в сечении [*Thrixspermum* Lour. sect. *Fornicaria* (Blume) Aver.], цилиндрических, сверху желобчатых (*Holcoglossum* Schlechter, *Seidenfadenia* Garay) и совершенно цилиндрических (*Cleisostoma* Blume sect. *Pilearia* (Lindl.) Seidenf., *Luisia* Gaudich., *Papilionanthe* Schlechter) листьев. С приспособлением к засушливым условиям произрастания связано, видимо, и формирование мясистого латерально уплощенного листа [*Oberonia*, *Dendrobium* sect. *Aporum* (Blume) Lindl., *D.* sect. *Oxystophyllum* (Blume) Miq.], правда, здесь можно наблюдать и обратный процесс возвращения к мезофильному облику, когда латерально уплощенный лист становится тонким и теряет запасающую функцию (*Dendrobium terminale* Par. et Reichenb. f.). От исходно спирального расположения листьев на побеге очень многие орхидные переходят к более или менее отчетливо двурядному листорасположению (*Appendicula* Blume, *Dendrobium*), часто число развитых листьев на стебле (псевдобульбе) уменьшается до двух (*Coelogyne*) или даже одного (*Bulbophyllum*). Изредка все листья собраны на побеге однобоко (*Luisia filiformis* Hook. f.) или оставшиеся два листа супротивно сближены в центре неутолщенного стебля [Listera, *Tropidia angulosa* (Lindl.) Blume]. В ряде случаев листья сближены в основании стебля, образуя розетку (*Paphiopedilum*, *Spiranthinae*). В разной степени у многих орхидных выражен процесс редукции листьев. Иногда это приводит к исчезновению только листовой пластинки при сохранении зеленого листового влагалища или к образованию бурых чешуй, покрывающих неутолщенное корневище, защищающих основание молодых псевдобульб, молодой побег или соцветие. Полная редукция листьев происходит при передаче всей функции фотосинтеза к зеленым корням (*Chiloschista*, *Taeniophyllum*) или стеблю (*Eria spirodela* Aver.) либо при переходе растения к целиком сапрофитному образу жизни (*Corallorhiza*, *Epipogium*, *Gastrodia* R. Br., *Rhizanthella* и др.). Листья большинства орхидных имеют голую ровную поверхность, и признаком специализации, на наш взгляд, следует считать появление у некоторых видов бугорчатых листьев (*Schoenorchis micrantha* Blume, *Dendrobium cucumerinum* Lindl.) или различных типов опушения (*Trichotosia* Blume), а также появление по краю листа придаточных почек [*Hammarbya paludosa* (L.) O. Kuntze]. Эпидермальные структуры листа орхидных вообще очень разнообразны. Особенно это относится к строению и типам развития устьиц. Величина их изменяется от 9 у *Phalaenopsis violacea* Teijsm. et Binnend до 110 мкм в длину у *Thrixspermum calceolus* (Lindl.) Reichenb. f. (Avadhani et al., 1982), что зависит от степени влажности условий обитания данного вида. В зрелой эпидермальной ткани орхидных часто встречаются диацитный (*Goodyerinae*, *Spiranthinae*), аномоцитный (*Diuris* J. E. Smith, *Cryptostylis* R. Br., *Hammarbya* O. Kuntze, *Listera*), тетрацитный (*Coelogyneae* Pfitz., *Cypripedioideae*, *Bulbophyllum*, *Calanthe* R. Br., *Cymbidiinae* Benth., *Nervilia*, *Odontoglossum* Humb., Bonpl. et Kunth, *Vanda* и др.), анизоцитный (*Nervilia*, *Pholidota* Hook.), более редко циклоцитный (*Vanilla*, *Dressleria* Dodson), плавающий (*Coelogyne*, *Pholidota*) и парацитный (*Aerides* Lour., *Apostasia*, *Neuwiedia* Blume, *Vanda*) типы устьичного аппарата (H. Rasmussen, 1987), причем отсутствие окружающих производных клеток устьичного комплекса считается примитивным признаком в семействе (Williams, 1979). Критерием выделения этих типов является конфигурация и взаимное расположение зрелых клеток эпидермиса. Онтогенетическое же развитие всех типов устьичного комплекса у орхидных может быть очень различным, представляя все разнообразие типов развития, известных для однодольных. Это агенный, эуперигенный, хемимезогенный, хемиперигенный, хемимезоперигенный и, отмечающиеся пока только у орхидных, эумезогенный (*Pholidota*) и эумезоперигенный (*Vanilla*) типы формирования устьиц (H. Rasmussen, 1981a, b, 1987). Выявленное разнообразие типов строения и развития устьичного аппарата у орхидных не обнаруживает эволюционной направленности и определенной таксономической принадлежности, а связано в большей мере с типом жилкования листа.[10]

Главные пути специализации листа и листорасположения у орхидных: 1. Расставленное положение листьев на побеге —→ а) розетковидное сближение листьев в основании стебля, б) ложносупротивное сближение листьев, в) смещение 1—2 развитых листьев к верхушке ограниченного в росте побега, г) видоизменение зеленых листьев в бесцветные чешуи и полная редукция листьев; 2. Спиральное листорасположение —→ двурядное листорасположение —→ однобокое листорасположение; 3. Широкий пликатный лист с конволютным типом развития —→ узкий кондупликатный лист с дупликатным типом развития → образование: а) мясистых дорсивентрально уплощенных, б) цилиндрических, в) мясистых, а затем плоских латерально уплощенных листьев; 4. Листья сидячие, влагалищные → листья с развитым черешком; 5. Листья эллиптические → а) ланцетные и затем линейные листья, б) округлые, почковидные, лопастные листья; 6. Листья травянистые, однолетние, быстро отмирающие → листья кожистые, многолетние; 7. Листья в основании без сочленения, неопадающие → листья в основании с сочленением, опадающие; 8. Параллельное жилкование листовой пластинки → сетчатое жилкование листа; 9. Проводящая система, состоящая только из трахеид, → проводящая система, состоящая из трахеид и сосудов; 10. Появление различных типов опушения листа; 11. Появление способности образования краем листа выводковых почек.

---

[10] Наибольшее число типов строения и развития устьичного комплекса отмечается для видов орхидных с сетчатым жилкованием листовой пластинки (Williams, 1979; H. Rasmussen, 1987).

Эволюция соцветия и цветка

Наиболее примитивным типом соцветия у орхидных является колосовидное или кистевидное терминальное соцветие, образуемое верхушкой побега (Dressler, 1981, 1983).[11] Однако у большинства более продвинутых как моноподиальных, так и симподиальных орхидных соцветие становится боковым. В семействе наблюдается целый ряд ботриоидных модификаций исходного колосовидного и кистевидного соцветия. Это прежде всего сложная кисть, или метелка [*Acriopsis indica* Wight., *Cleisostoma duplicilobum* (J. J. Smith) Garay, *Renanthera*], головка [*Bulbophyllum* sect. *Desmosanthes* (Blume) J. J. Smith, *Bulbophyllum xylophyllum* Par. et Reichenb. f.], зонтик [*Bulbophyllum* sect. *Cirrhopetalum* (Lindl.) Reichenb. f.] и даже початок (*Oberonia*). Наряду с ботриоидными соцветиями очень редко здесь отмечаются цимоидные соцветия типа завитка (*Lockhartia* Hook.). Цветки в соцветиях расположены спирально или двурядно, значительно реже — в многочисленных кругах (*Oberonia*), и раскрываются обычно, начиная с основания, и очень редко — с верхушки соцветия (*Pholidota chinensis* Lindl.). Нередко число цветков в соцветии редуцируется до одного. Соцветия орхидных обычно являются однолетними, хотя иногда цветки в соцветии развиваются не все сразу, а последовательно на протяжении нескольких месяцев (*Thrixspermum*) или даже лет, когда соцветие периодически возобновляет свой рост, образуя новые цветоносные участки каждый год (*Coelogyne* sect. *Proliferae* Lindl.).[12] Соцветие нередко несет рудиментарные листья и прицветники, которые могут быть зелеными листовидными, ярко окрашенными или, наоборот, редуцироваться до пленчатых бесцветных чешуй.

Главные пути специализации соцветия у орхидных: 1. Кистевидное или колосовидное соцветие → а) метелка, б) головка, в) зонтик, г) початок → цимоидные соцветия типа завитка; 2. Соцветие терминальное (хистерантное → → синантное → протерантное → хетерантное) → боковое соцветие; 3. Спиральное расположение цветков в соцветии → а) расположение цветков кругами, б) двурядное, в) однобокое расположение цветков в соцветии; 4. Малоцветковое соцветие → а) очень многоцветковые соцветия, б) редукция цветков в соцветии до одного; 5. Соцветие однолетнее → соцветие многолетнее; 6. Прицветники листовидные зеленые → а) крупные, ярко окрашенные прицветники, б) редукция листовидных прицветников до пленчатых чешуй → → полная редукция прицветников.

---

[11] У бульбообразующих орхидных такого типа различают 4 варианта соцветий в зависимости от времени их образования по отношению к вегетативной части генеративного побега. Это хистерантный тип, когда соцветие образуется на верхушке зрелой псевдобульбы (*Coelogyne fimbriata* Lindl.); синантный тип, когда соцветие образуется на только еще формирующейся псевдобульбе, имеющей уже развитые молодые листья (*Pholidota articulata* Lindl.); протерантный тип, когда соцветие образуется побегом до образования псевдобульбы и листьев (*Coelogyne lentiginosa* Lindl.) и хетерантный тип образования соцветия, когда генеративный побег вовсе не образует после цветения ни псевдобульб, ни развитых листьев, отчего соцветие (позднее соплодие) выглядит боковым, а его основание скрыто бурыми чешуями (*Coelogyne cristata* Lindl.).

[12] Такой тип соцветия, кажется, не имеющий более аналогий, можно было бы назвать пролиферирующим колосом.

Зигоморфный[13] цветок орхидных, состоящий в типе из трех листочков наружного круга околоцветника (чашелистиков),[14] трех листочков внутреннего круга околоцветника (лепестков), 1—3 сохраняющихся тычинок и сильно видоизмененного гинецея, приобретает бесчисленное число модификаций. Обычно все листочки околоцветника более или менее свободны, но нередко они частично или даже полностью срастаются, иногда образуя трубку (*Gastrodia*, *Masdevallia* Ruiz et Pavon, *Taeniophyllum*). При срастании только двух боковых листочков наружного круга образуется сегмент, получивший название синсепалума, который характерен для цветка всех представителей *Cypripedioideae*, а также для многих видов из родов *Acriopsis* Blume, *Comparettia* Poepp. et Endl., *Lepanthes* Sw., *Oncidium* Sw., *Peristeria*, *Pleurothallis* R. Br. и др. (Adams, 1959).[15] В иных случаях срастаются два боковых листочка внутреннего и медианный листочек наружного кругов околоцветника, образуя шлем, характерный для многих представителей *Goodyerinae* Klotzsch, а иногда между собой срастаются боковые листочки наружного и внутреннего кругов околоцветника (*Coryciinae* Benth.). Нередко боковые листочки наружного круга околоцветника у орхидных срастаются своими основаниями с вытянутым подножием колонки, образуя мешковидное образование, внешне напоминающее подбородок, так называемый ментум. Наружные листочки околоцветника своими основаниями иногда образуют шпорцевидные нектарники, а иногда несут разнообразные, сложно устроенные придатки или палеи (*Bulbophyllum* sect. *Lemniscatae* Pfitz.). Листочки внутреннего круга околоцветника обычно более тонкие или ярко окрашенные по сравнению с чашелистиками. Боковые листочки этого круга обычно хорошо развиты, иногда глубоко разделены на две доли (*Habenaria* Willd.) и могут также образовывать шпорец (*Pterygodium* Sw.) или нести подвижные выросты или придатки. Однако у некоторых представителей семейства эти листочки почти полностью исчезают (*Monomeria* Lindl.). Срединный листочек внутреннего круга обычно резко отличен по величине, строению и окраске от остальных листочков околоцветника и носит название губы.[16] Губа в эволюции орхидных претерпела разнообразнейшие модификации. Часто она разделена на морфологически выраженные участки — гипохилий, мезохилий и эпихилий, а при этом нередко разделена на доли или лопасти, несет различные трихомы,[17] выросты или кили (Adams, 1959). В том числе здесь иногда встречаются специализированные железы — осмофоры или элайофоры, иногда губа образует различные типы нектарников[18] и разнообразные утолщения. Очень часто губа подвижно сочленяется с основанием колонки, причем в особых случаях она способна к активным движениям, связанным с приспособлением к опылению (*Acostanea* Schlechter, *Drakaea* Lindl., *Porroglossum* Schlechter, *Pterostylis* R. Br.). В других случаях губа частично (*Calanthe*) или даже полностью (*Coryciinae*) срастается с колонкой. Эволюционная лабильность цветка и, особенно, губы позволила орхидным выработать большое число нередко в высшей степени высокоспециализированных приспособлений к перекрестному опылению. Продвинутым признаком мы считаем наличие кольца разделительной ткани, приводящей к опаданию отцветающего цветка (а иногда и завязи) у некоторых орхидных из относительно примитивных родов — *Lecanorchis*, *Neuwiedia*, *Phragmipedium* Rolfe, *Paphiopedilum* (Dressler, 1983). Эволюционные изменения андроцея и гинецея в семействе заключались в постепенном слиянии филаментов и столбика в единое образование, называемое колонкой,[19] при постепенной редукции числа тычинок с сохранением однодомности цветка.[20] Цветок предковой формы орхидных предположительно имел шесть тычинок, расположенных в двух кругах, и целиком свободный столбик рыльца. Наиболее примитивные (отставшие в эволюции) представители семейства до настоящего времени донесли некоторые признаки цветка своей предковой формы. Интересно, что в отдельных эволюционных линиях происходит редукция различных тычинок. В подсемействе *Apostasioideae* сначала сохраняются три тычинки у рода *Neuwiedia* (медианная наружного и две боковые внутреннего кругов), затем медианная тычинка стерилизуется (*Apostasia* subgen. *Apostasia*) и, наконец, выпадает полностью [*Apostasia* subgen. *Adactylus* (Endl.) Aver.]. Для *Cypripedioideae* сходным образом характерно сохранение двух боковых тычинок внутреннего круга с преобразованием средней тычинки наружного круга в крупный стаминодий. Наиболее примитивные представители *Neottioideae* сохраняют обе медианные тычинки как наружного, так и внутреннего кругов (*Diplandrorchis* S. C. Chen),[21] хотя у всех остальных видов этого подсемейства остается только одна медианная тычинка наружного круга при сохранении рудиментов всех пяти (*Tangtsinia* S. C. Chen) или двух боковых (*Sinorchis* S. C. Chen) тычинок внутреннего круга или же при их полном выпадении, как это наблюдается у большинства видов этой группы. У видов более продвинутых подсемейств (*Orchidoideae*, *Epidendroideae*, *Vandoideae*) в цветке сохраняется всегда только одна функционирующая тычинка — медианная тычинка наружного круга. И только иногда здесь встречаются два обычно очень маленьких стаминодия, представляющие рудименты боковых тычинок внутреннего круга. На примере ныне живущих орхидных хорошо прослеживается образование и усложнение колонки. Если у примитивных групп она образована едва сросшимися основаниями почти свободных тычиночных нитей и основанием столбика (*Apostasioideae*), то у более продвинутых орхидей колонка представляет высоко интегрированный орган иногда очень сложного строения, принимающий на себя разнообразные функции (*Orchidoideae*, *Epidendroideae*, *Vandoideae*). Изначально трехлопастное рыльце сохраняет две боковые и основание средней доли, верхушка же ее стерилизуется и образует более или менее сложно устроенный вырост, так называемый клювик. Клювик обычно разделяет фертильную часть рыльца и пыльник, препятствуя самоопылению, а также участвует в образовании прилипалец.[22] Довольно редко, большей частью у примитивных орхидных, клювик полностью редуцируется. Фертильная часть рыльца иногда погружается в ткань

---

[13] В результате скручивания колонки и губы цветки некоторых видов из родов *Anoectochilus* Blume, *Ludisia* A. Rich., *Macodes* (Blume) Lindl., *Mormodes* Lindl. и некоторых других становятся асимметричными.

[14] Очень редко в цветке некоторых орхидных (*Bulbophyllum bisetum* Lindl., *B. bisetoides* Seidenf.) по бокам медианного листочка наружного круга образуется по одному дополнительному небольшому сегменту неизвестного происхождения. Столь же редко в цветке некоторых видов (*Epistephium* Kunth, *Lecanorchis* Blume, *Neobenthamia* Rolfe) наблюдается образование подчашия, состоящего из трех небольших сегментов (Vermeulen, 1966; Dressler, 1983), которые рассматриваются как выросты долей завязи.

[15] Интересно, что боковые листочки наружного круга могут срастаться между собой не только своими примыкающими (нижними), но и отстоящими (верхними) краями, а иногда почти по всей длине они срастаются и по верхнему, и по нижнему своему краю, образуя очень длинную трубку [*Bulbophyllum* sect. *Cirrhopetalum* (Lindl.) Reichenb. f.].

[16] Очень сложное строение губы орхидных породило предположение, что она образована слиянием части тычинок с медианным листочком внутреннего круга околоцветника (Brown, 1833; Darwin, 1877). Однако эта гипотеза не подтверждается изучением онтогенетического развития сосудистой системы цветка (Swamy, 1948).

[17] Трихомы и придатки на губе орхидных достигают очень высокой специализации, но адаптивное их значение изучено пока слабо. Показано, например, что трихомы *Dendrobium unicum* Seidenf. имитируют (внешне и биохимически) рассыпанную пыльцу, привлекающую опылителей (Kjellsson, F. N. Rasmussen, 1987).

[18] Часто губа своим основанием образует шпорец (*Orchidoideae*, *Vandoideae*), очень редко два шпорца (*Satyrium* L.). У некоторых представителей *Vandinae* шпорец приобретает исключительно сложное строение за счет образования внутри него разнообразнейших выростов, утолщений, трихомов, продольных килей и поперечных перегородок. Нектарники более простого строения нередко располагаются также между утолщениями на поверхности губы, на внутренней поверхности ментума или в канальце, образующемся в месте сочленения губы с основанием колонки и иногда продолженном в стерильной верхушке завязи, так называемом куникулусе. Кроме того, нектарные

ямки иногда образуются основаниями колонки. Экстрафлоральные железки, выделяющие нектар, часто встречаются у орхидных на цветоножке и оси соцветия.

[19] В отдельных случаях колонка образуется и у некоторых двудольных растений из сем. *Asclepiadaceae* Juss. и *Stylidiaceae* R. Br. (F. N. Rasmussen, 1985; Тахтаджян, 1987), хотя она здесь и не достигает столь сложного строения, как у орхидных.

[20] Очень редко у представителей отдельных высоко специализированных родов (*Catasetum*, *Cycnoches* Lindl., *Mormodes*, *Satyrium*) наблюдается появление резко диморфных однополых цветков и прослеживается тенденция становления двудомности (Chen, 1979; Dressler, 1981; Goh et al., 1982).

[21] Единственный представитель этого монотипного рода имеет фактически актиноморфные цветки и представляет в этом отношении уникальное исключение в сем. *Orchidaceae*.

[22] Образование прилипалец происходит обычно при ослизнении верхних эпидермальных слоев клювика. Однако иногда формирование слизи происходит за счет нижележащей паренхимной

колонки, образуя рыльцевую ямку (*Epidendroideae*, *Vandoideae*), или образует выпячивание (*Eparmatostigma*), а иногда боковые доли рыльца разделены между собой и выносятся вперед на длинных стебельках — стигмафорах (*Habenaria*).[23] Нередко по бокам или на своей верхушке колонка несет два крыла (*Bulbophyllum*) или выроста, которые обычно называются стелидиями (*Pelatantheria* Ridl.) и рассматриваются как видоизмененные стаминодии. Основание колонки очень часто образует длинный, вниз и вперед направленный вырост, так называемое подножие или ножку колонки, к верхушке которой прикрепляется основание губы, а к бокам — боковые листочки наружного круга околоцветника. Пыльник к колонке прикрепляется сбоку и располагается обычно на ее верхушке. У слабо продвинутых орхидных пыльник обычного вида. Он интрорзный, прикрепляется спинкой и имеет типичный для однодольных вид. Однако в дальнейшем пыльник целиком срастается с колонкой и даже погружается в специальное углубление на ее верхушке — в так называемый клинандриум, или андроклиниум. Верхняя стенка пыльника при этом видоизменяется в свободно лежащую крышечку, или оперкулум, прикрывающий поллинии, лежащие на дне клинандриума. Иногда основания тек пыльника образуют длинные, вперед направленные выросты,[24] несущие на своей верхушке прилипальца (*Gymnadeniinae* Parl.). У наименее продвинутых орхидных пыльца в пыльнике порошковатая, состоящая из отдельных пыльцевых зерен, или тетрад (*Apostasioideae*, *Cypripedioideae*, *Vanillinae* Lindl., *Diurideae* Endl., *Neottioideae*, *Pogoniinae* Pfitz.), у остальных же представителей семейства пыльца образует более или менее дифференцированные поллинии.[25] Поллинии образуются при склеивании, а потом и слиянии всей пыльцы сначала в крахмалистые, затем в восковидные и, наконец, в очень твердые роговидные (по консистенции) образования.[26] Иногда поллинии составлены отдельными небольшими пакетами пыльцы (*Orchidoideae*, *Neottioideae*). Число поллиниев изменяется в эволюции от нескольких до двух.[27] Этот процесс обусловлен слиянием или редукцией «лишних» поллиниев (Holttum, 1959). Пыльцевые зерна у продвинутых орхидей обычно теряют плотную оболочку, сохраняя типичное строение лишь на внешней стороне пыльцевых зерен, лежащих у поверхности поллиния. Здесь плотные стенки экзины образуют общую, нередко богато и очень разнообразно скульптурированную оболочку поллиния или пакета пыльцы,[28] что особенно характерно для подсемейств *Orchidoideae* и *Spiranthinae* (Schill, Pfeiffer, 1977; Schill, 1978; Newton, Williams, 1978; Dressler, 1981; Averyanov, 1990). Очень часто поллинии орхидных связаны специальной ножкой с прилипальцем, которое образуется верхушкой клювика и служит для прикрепления всей конструкции (называемой поллинарием) к телу опылителя.[29] Ножка поллиния образуется различным образом. В первом случае она формируется за счет стерилизации части пыльцы в поллинии и состоит из бесструктурного вещества полисахаридной природы — эластовисцина. Такая ножка носит название каудикулы. В другом слу-

---

ткани, а верхний эпидермальный слой при этом не разрушается и остается в виде колпачка, прикрывающего сформировавшееся прилипальце (*Orchidinae*). Это так называемый кармашек, или бурсикула.

[23] В этом случае сильно вытягиваются также основания тек пыльника, образуя стебельки (по длине примерно равные стигмафорам), выносящие вперед прилипальца поллинариев, очень длинные каудикулы которых лежат в желобках этих стебельков.

[24] В образовании этих выростов, видимо, частично участвует также клювик.

[25] Поллинии в мире растений встречаются очень редко и, кроме орхидных, отмечаются, по-видимому, только в сем. *Asclepiadaceae* R. Br.

[26] Адаптивный смысл такой агрегации диаспор заключается в наличии огромного числа семязачатков в каждой завязи орхидных, соизмеримого с числом пыльцевых зерен, составляющих поллиний.

[27] Максимальное число поллиниев в цветке орхидных обычно равно 8, когда гнезда пыльника разделяются одной общей поперечной перегородкой и в каждой из восьми получившихся в результате этого камер формируется по одному поллинию (*Epidendroideae*).

[28] Изменчивость скульптуры экзины не имеет очевидной адаптивной значимости и не проявляет определенной эволюционной направленности, а определяется, видимо, коррелятивными связями с признаками, более доступными естественному отбору.

[29] Однако ряд высокоорганизованных орхидей (*Bulbophyllinae* Schlechter, *Dendrobiinae* Lindl., *Malaxideae* Lindl.) вторично утрачивает ножку поллиния и прилипальце, отчего поллинии оказываются совершенно голыми.

чае ножка поллиния образуется однослойным (при созревании отвердевающим и отделяющимся) эпидермисом верхней поверхности клювика. Обычно такая ножка имеет вид тонкой прозрачной пластинки и называется тегулой. Наконец в образовании ножки поллинария иногда участвует целиком верхушка клювика, состоящая из паренхимной ткани, со всех сторон окруженная эпидермисом.[30] Это так называемый хамулус (F. N. Rasmussen, 1985, 1986). Часто в образовании поллинария различные типы ножек (особенно каудикула и тегула) сочетаются между собой. Поллинарии и, особенно, их ножки в ходе энтомофильной эволюции разнообразнейшим образом изменяются, достигая иногда необычайно большой длины и исключительно сложного строения.

Опылению орхидных со времени появления широко известной работы Чарльза Дарвина (Darwin, 1877) посвящено огромное число публикаций, которые частично обобщены в ряде обзоров (Faegri, Pijl, 1966; Dressler, 1981; Williams, 1982). У орхидных сравнительно редко наблюдается самоопыление,[31] в подавляющем случае это перекрестноопыляющиеся растения. Основными опылителями тут являются летающие насекомые из отрядов Diptera, Lepidoptera и особенно Hymenoptera (Pijl, Dodson, 1966), хотя в отдельных родах наблюдается переход к орнитофилии (*Elleanthus* Presl., *Cochlioda* Lindl., *Comparettia* Poepp. et Endl.) или к опылению цветков почвенными беспозвоночными (*Rhizanthella*). Цветки орхидных привлекают опылителей главным образом крупными, хорошо заметными, обычно ярко окрашенными цветками, наличием нектара и запаха. В отдельных случаях для привлечения насекомых служит наличие выделяющих масла́ желез (*Sigmatostalix* Reichenb. f.), ложной пыльцы (*Dendrobium unicum* Seidenf., *Eria*, *Maxillaria* Ruiz et Pavon, *Polystachya* Hook.), ложных пыльников (*Arethusa* L., *Calopogon* R. Br., *Calypso* Salisb.)[32] и воска (*Maxillaria*, *Ornithidium* R. Br.). Этому же служат структурные особенности цветка — наличие колеблющихся придатков (палей),[33] а в редких случаях даже активно подвижной губы (*Acostanea*, *Calopogon*, *Drakaea*, *Plocoglottis* Blume, *Porroglossum*, *Pterostylis*), образование убежищ, разнообразных ловушек для опылителей (*Cypripedium*) и даже имитация их гнезда (*Serapias*). Широко известным в высшей степени высоко специализированным способом привлечения опылителей является формирование у некоторых орхидных комплекса признаков, обеспечивающих перекрестное опыление цветков посредством псевдокопуляции некоторыми осами и пчелами (*Drakaea*, *Caladenia* R. Br., *Chiloglottis* R. Br., *Ophrys* L., *Spiculaea* Lindl.).[34] Нередко опыление цветков, не имеющих нектара и иных аттрактантов, происходит за счет так называемого пищевого обмана, когда они имитируют цветки более часто встречающихся растений, богатые нектаром или пыльцой. Так происходит опыление у многих видов родов *Dactylorhiza*, *Dendrobium*, *Cymbidium* Sw., *Orchis* L., *Epidendrum*, *Elleanthus*, *Odontoglossum* и др. (Pijl, Dodson, 1966; Nilsson, 1980; Kjellsson et al., 1985; Dafni, 1987; Dafni, Calder, 1987). Структура цветка и поллинариев у орхидных во многих случаях удивительно точно соответствует размерам и специфической морфологии опылителей, обеспечивая механическую согласованность опыления.[35] Специализация и усложнение механизмов опыления хорошо прослеживается в большинстве эволюционных рядов орхидных, особенно на уровне родов, и почти всегда носит высоко специфический характер.

---

[30] Верхняя часть клювика, образующая ножку поллиния, в этом случае обратно (назад) отогнута. При этом верхушка клювика соединяется с поллинием, а в месте ее сгиба происходит ослизнение, приводящее сразу к образованию прилипальца и отделению отогнутой назад верхушки клювика в качестве ножки поллиния.

[31] Более часто самоопыление встречается среди сапрофитных и наименее продвинутых групп орхидных (Dressler, 1981). Кроме этого, для представителей некоторых родов (*Dactylorhiza* Nevski, *Spiranthes* Rich., *Zeuxine* Lindl. и др.) отмечается явление апомиксиса (Hagerup, 1947; Heslop-Harrison, 1959; Аверьянов, 1979; Dressler, 1981; Averyanov, 1990).

[32] Настоящая пыльца, собранная в поллинии, никогда не используется опылителями орхидных, однако, различные трихомы и выросты, расположенные большей частью на губе орхидных, довольно точно имитируют пыльники или отдельно рассыпанную пыльцу, привлекающую насекомых.

[33] Разнообразные палеи и придатки, встречающиеся в цветке некоторых видов родов *Bulbophyllum*, *Peristeria*, *Pleurothallis* и др., свободно подвешены на тонких ножках, прикрепленных к листочкам околоцветника, и приходят в движение от малейшего движения воздуха, чем, по-видимому, и привлекают опылителей (хищников?). Сходным образом привлекают хищных насекомых цветки орхидных (*Epipactis consimilis* Wall., *Oberonia*), по окраске, цвету и запаху имитирующие тлей (Faegri, Pijl, 1966; Ivri, Dafni, 1977). Кроме этого, агрессивную реакцию некоторых видов пчел, приводящую к опылению, вызывают колебания на ветру цветков (*Oncidium*), реакцию нападения вызывает также у некоторых хищников сходство губы цветка (*Brassia* R. Br., *Calochilus* R. Br.) с насекомыми-жертвами.

[34] В этом случае губа орхидей поразительно точно имитирует самку насекомого-опылителя, привлекая самцов данного вида, производящих опыление. При этом губа приобретает соответствующую форму, характерные выросты и волоски, осуществляя к тому же синтез феромонов, играющих роль специфических половых аттрактантов (Faegri, Pijl, 1966; Pijl, Dodson, 1966; Kullenberg, Bergström, 1976).

Главные пути специализации цветка орхидных: 1. Актиноморфный ⟶ слабо зигоморфный ⟶ резко зигоморфный цветок; 2. Наличие 6 свободных листочков околоцветника ⟶ появление: а) дополнительных сегментов околоцветника, б) подчашия, в) срастание чашелистиков с образованием ментума ⟶ срастание различных листочков околоцветника между собой с образованием синсепалюма, шлема или иных сложных сегментов ⟶ срастание листочков околоцветника в трубку; 3. Листочки околоцветника одинакового или сходного вида ⟶ дифференциация листочков по форме и окраске ⟶ резкое различие всех листочков околоцветника; 4. Листочки околоцветника простые, плоские ⟶ образование сначала чашевидных, мешковидных и затем шпорцевидных нектарников в основании листочков; 5. Образование листочками околоцветника придатков все более сложного строения; 6. Разделение листочков околоцветника на доли ⟶ полное разделение листочков на отдельные сегменты; 7. Уменьшение размеров листочков околоцветника ⟶ срастание некоторых из них с колонкой ⟶ полная редукция части листочков околоцветника; 8. Губа лепестковидная, сходная с другими листочками околоцветника ⟶ губа, резко отличная от других листочков ⟶ дифференциация губы на гипохилий, мезохилий и эпихилий ⟶ появление на губе разнообразных килей, утолщений и трихомов, а также сложных структур, связанных с привлечением опылителей ⟶ формирование здесь специальных желез – осмофоров, элайофоров и т. п.; 9. Губа, неподвижно сросшаяся с основанием колонки, ⟶ губа, подвижно сочлененная с верхушкой подножия колонки, ⟶ губа, способная к активным движениям; 10. Появление кольца разделительной ткани в основании и на верхушке завязи; 11. Появление экстрафлоральных нектарников; 12. Редукция тычинок от трех до одной; 13. Постепенное исчезновение стаминодиев; 14. Срастание филаментов и столбика рыльца в прямую колонку ⟶ сгибание колонки и смещение рыльца набок ⟶ образование резко зигоморфной колонки и ее постепенное усложнение: а) образование клювика, б) разделение долей рыльца, в) образование стигмафоров, г) образование крыльев и стелидиев, д) образование рыльцевой ямки, е) формирование прилипалец, ж) образование бурсикулы ⟶ образование асимметричной колонки в результате ее скручивания и т. п.; 15. Образование диморфных разнополых цветков; 16. Образование небольшого, а затем очень длинного подножия колонки; 17. Пыльник обычного вида ⟶ пыльник, полностью срастающийся с колонкой, сначала вертикальный, а затем горизонтальный или даже вниз наклоненный ⟶ образование клинандриума и оперкулума ⟶ вытягивание оснований тек пыльника, несущих прилипальца; 18. Пыльца в монадах ⟶ образование тетрад ⟶ образование сначала крахмалистых, затем восковидных и, наконец, роговидных (по консистенции) поллиниев ⟶ редукция их числа от 8 до 2;

---

[35] Ярких примеров сопряженной эволюции цветка и его опылителей здесь встречается очень много. Например «беспредельное» удлинение шпорца цветка и хоботка ночных бабочек, добывающих нектар с его дна. Удлинение этих органов в обоих случаях прямо поддерживается отбором и приводит к образованию гипертрофированных шпорцев у некоторых африканских орхидных (*Angraecum* Bory de St.-Vincent) длиной более 30 см. Интересно, что, когда возможности удлинения шпорца, по-видимому, полностью исчерпаны, доли рыльца и прилипальца поллинариев выносятся на длинных специфических стебельках далеко навстречу опылителю, что функционально соответствует дальнейшему удлинению шпорца. Ножки поллинариев, уносимых опылителем, подсыхая на воздухе, обычно специфически изгибаются таким образом, что при повторном посещении насекомым другого цветка этого же вида растения поллиний соприкасается с рыльцем. В редких случаях поллинарий за счет упругой ножки может «выстреливаться» при приближении опылителя и, таким образом, прикрепляться к насекомому (*Catasetinae* Schlechter).

19. Появление ножки поллиния: а) каудикулы, б) тегулы, в) хамулуса → образование поллинариев (хемиполлинариев) → образование в цветке одного поллинария → утрата ножки поллиния и прилипальца; 20. Формирование все более высоко специализированных механизмов энтомофильного опыления → → переход: а) к орнитофилии, б) к опылению цветка почвенными беспозвоночными → переход к самоопылению и апомиксису.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аверьянов Л. В. О внутривидовой структуре таксона *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó s. l. (*Orchidaceae*) // Бот. журн. 1979. Т. 64, № 4. С. 572—582. — *Аверьянов Л. В.* Род *Dactylorhiza* (*Orchidaceae*) в СССР.1 // Бот. журн. 1983а. Т. 68, № 7. С. 889—895. — *Аверьянов Л. В.* Основные направления эволюции и система рода *Dactylorhiza* Nevski // Тез. докл. 7 делегатск. съезда ВБО. Л., 1983б. С. 8—9. — *Аверьянов Л. В.* Происхождение и эволюция рода *Dactylorhiza* Nevski (*Orchidaceae*) // Охрана и культивирование орхидей. Киев: Ин-т ботаники АН УССР, 1983в. С. 24—26. — *Аверьянов Л. В.* Система орхидных (*Orchidaceae*) флоры Вьетнама. Подсемейства *Apostasioideae*, *Cypripedioideae*, *Neottioideae* и *Orchidoideae* // Бот. журн. 1990а. Т. 75, № 7. С. 109—124. — *Аверьянов Л. В.* Система орхидных (*Orchidaceae*) флоры Вьетнама. Подсемейство *Epidendroideae*, трибы *Vanilleae*, *Gastrodieae*, *Epipogieae*, *Arethuseae* и *Coelogyneae* // Бот. журн. 1990б. Т. 75, № 12. С. 1757—1767. — *Аверьянов Л. В.* Система орхидных (*Orchidaceae*) флоры Вьетнама. Подсемейство *Epidendroideae*, трибы *Malaxideae* и *Epidendreae* // Бот. журн. 1991а. Т. 76, № 1. С. 120—128. — *Аверьянов Л. В.* Система орхидных (*Orchidaceae*) флоры Вьетнама. Подсемейство *Vandoideae* // Бот. журн. 1991б. Т. 76, № 6. С. 880—895. — *Смирнова Е. С.* Морфология побеговых систем орхидных. М.: Наука, 1990. 126 с. — *Собко В. Г.* Ризорестуционное размножение вегетативных малолетников семейства орхидных // Охрана и культивирование орхидей. Таллин: Ботан. сад АН ЭССР, 1980. С. 82—85. — *Тахтаджян А. Л.* Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с. — *Цвелев Н. Н.* О первичной жизненной форме покрытосеменных растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82, № 1. С. 79—88. — *Adams H. H.* Aspects of variation in the *Orchidaceae* // Withner C. L. (ed.) The orchids. A scientific survey. New York, 1959. P. 73—154. — *Avadhani P. N., Goh C. J., Rao A. N., Arditti J.* Carbon fixation in orchids // Arditti J. (ed.) Orchid biology. Reviews and perspectives, 2. Ithaca etc.: Timber Press, 1982. P. 173—193. — *Averyanov L. V.* A revision of the genus *Dactylorhiza* // Arditti J. (ed.) Orchid biology. Reviews and perspectives, 5. Portland: Timber Press, 1990. — *Benzing D. H., Atwood J. T. Orchidaceae*: Ancestral habitats and current status in forest canopies // Syst. Biol. 1984. Vol. 9. P. 155—165. — *Brown R.* Observations on the organs and mode of fecundation in *Orchideae* and *Asclepiadeae* // Trans. Linn. Soc. London (Bot.). 1883. Vol. 16. P. 685—745. — *Burgeff H.* Saprophytismus und Symbiose: Studien an tropischen Orchideen. Jena, 1932. 249 S. — *Cheadle V., Chourey M., Fischer D., Stern W., Thorsch J.* 1989. Tracheary elements in *Apostasioideae* (*Apostasiaceae* ?) of *Orchidaceae* // Amer. Journ. Bot. 1989. Vol. 76, N 6. P. 28. — *Chen S. C.* Notes on bisexual and unisexual forms of *Satyrium ciliatum* Ldl. // Acta Phytotax. Sin. 1979. Vol. 17, N 4. P. 54—60. — *Chen S. C.* The origin and early differentiation of the *Orchidaceae* // Acta Phytotax. Sin. 1982. Vol. 20, N 1. P. 1—22. — *Cronquist A.* An integrated system of classification of flowering plants. New York, 1981. 1262 p. — *Dafni A.* Pollination in *Orchis* and related genera: evolution from reward to deception // Arditti J. (ed.) Orchid biology. Reviews and perspectives, 4. Ithaca etc.: Timber Press, 1987. P. 79—104. — *Dafni A., Calder D. M.* Pollination by deceit and floral mimesis in *Thelymitra anttennifera* (*Orchidaceae*) // Plant Syst. Evol. 1987. Vol. 158, N 1. P. 11—22. — *Dahlgren R.* General aspects of angiosperm evolution and macrosystematics // Nord. Journ. Bot. 1983. Vol. 3, N 1. P. 119—155. — *Dahlgren R. M. T., Clifford H. T.* The monocotyledons: a comparative study. London etc., 1982. 378 p. — *Darwin C.* The various contrivances by which orchids are fertilised by insects. 2 ed. rev. London, 1877. 300 p. — *Dressler R. L.* The orchids. Natural history and classification. Cambridge etc., 1981. 332 p. — *Dressler R. L.* Classification of the *Orchidaceae* and their probable origin // Telopea. 1983. Vol. 2. P. 413—424. — *Faegri K., Pijl L.* The principles of pollination ecology. London, 1966. 248 p. — *Garay L. A.* On the origin of the *Orchidaceae* // Bot. Mus. Leaflets Harv. Univ. 1960. Vol. 19. P. 57—96. — *Garay L. A.* On the origin of the *Orchidaceae*, 2 // Journ. Arnold Arbor. 1972. Vol. 53. P. 202—215. — *Goh C. J., Strauss M. S., Arditti J.* Flower induction and physiology in orchids // Arditti J. (ed.) Orchid biology. Reviews and perspectives, 2. Ithaca etc.: Timber Press, 1982. P. 213—241. — *Hagerup O.* The spontaneous formation of haploid, polyploid and aneuploid embryos in some orchids // Det. Kgl. Dansk Sels. Biol. Meddelser. 1947. Vol. 20, N 9. P. 1—22. — *Heslop-Harrison J.* Apomictic potentialities

in Dactylorchids // Proc. Linn. Soc. London. 1959. Vol. 170. P. 174—178. — *Holttum R. E.* Growth habits of monocotyledons: variations on theme // Phytomorphology. 1955. Vol. 5. P. 399—413. — *Holttum R. E.* Evolutionary trends in the *Sarcanthine* orchids // Amer. Orch. Soc. Bull. 1959. Vol. 28. P. 747—754. — *Hutchinson J.* The families of flowering plants arranged according to a new system based on their probable phylogeny. Oxford, 1973. 968 p. — *Ivri Y., Dafni A.* The pollination ecology of *Epipactis consimilis* Don (*Orchidaceae*) in Israel // New Phytol. 1977. Vol. 79. P. 173—177. — *Kjellsson G., Rasmussen F. N.* Does the pollination of *Dendrobium unicum* Seidenf. involve «Pseudopollen» ? // Die Orchidee. 1987. Vol. 38, N 4. P. 183—187. — *Kjellsson G., Rasmussen F. N., Dupuy D.* Pollination of *Dendrobium infundibulum, Cymbidium insigne* (*Orchidaceae*) and *Rhododendron lyi* (*Ericaceae*) by Bombus eximilus (Apidae) in Thailand: a possible case of floral mimicry // Journ. Trop. Ecol. 1985. Vol. 1. P. 289—302. — *Kullenberg B., Bergström G.* Hymenoptera aculeata males as pollinators of *Ophrys* orchids // Zoologica Scripta. 1976. Vol. 5. P. 13—23. — *Kumar M., Manilal K. S.* Floral anatomy of *Apostasia odorata* and the taxonomic status of *Apostasioids* (*Orchidaceae*) // Phytomorphology. 1988. Vol. 38, N 2. P. 159—162. — *Kumazawa M.* Morphology and development of the sinker in *Pecteilis radiata* (*Orchidaceae*) // Bot. Mag. (Tokyo). 1956. Vol. 69, N 10—11. P. 455—461. — *Kumazawa M.* The sinker of *Platanthera* and *Perularia* — its morphology and development // Phytomorphology. 1958. Vol. 8, N 1—2. P. 137—145. — *Lindley J.* Nixus Plantarum. London, 1833. 28 p. — *Newton G. D., Williams N. H.* Pollen morphology of the *Cypripedioideae* and *Apostasioideae* (*Orchidaceae*) // Selbyana. 1978. Vol. 2. P. 169—182. — *Nilsson L. A.* The pollination ecology of *Dactylorhiza sambucina* (*Orchidaceae*) // Bot. Notis. 1980. Vol. 133. P. 367—385. — *Ogura J.* Anatomy and morphology of the subterranean organs in some *Orchidaceae* // Journ. Fac. Sci. Univ. Tokyo. 1953. Vol. 3, N 6 (4). P. 135—157. — *Pijl L., Dodson C. H.* Orchid flowers: their pollination and evolution. Coral Gables, 1966. 214 p. — *Pridgeon A. M.* The velamen and exodermis of orchid roots // Arditti J. (ed.) Orchid biology. Reviews and perspectives, 4. Ithaca etc.: Timber Press, 1987. P. 139—192. — *Pridgeon A. M., Stern W. L., Benzing D. H.* Tilosomes in roots of *Orchidaceae*. 1. Morphology and systematic occurence // Amer. Journ. Bot. 1983. Vol. 70. P. 1365—1377. — *Rao V. S.* The relationships of the *Apostasiaceae* on the basis of floral anatomy // Journ. Linn. Soc. London (Bot.). 1974. Vol. 68. P. 319—327. — *Rasmussen F. N.* Orchids // Dahlgren R. et al. The families of the monocotyledons — structure, evolution and taxonomy. Berlin ect., 1985. P. 249—274. — *Rasmussen F. N.* On the various contrivances by which pollinia are attached to viscidia // Lindleyana. 1986. Vol. 1. N 1. P. 21—32. — *Rasmussen H.* The diversity of stomatal development in *Orchidaceae* subfamily *Orchidoideae* // Bot. Journ. Linn. Soc. London (Bot.). 1981a. Vol. 82. P. 381—393. — *Rasmussen H.* Terminology and classification of stomata and stomatal development — a critical review // Journ. Linn. Soc. London (Bot.). 1981b. Vol. 83. P. 199—212. — *Rasmussen H.* Orchid stomata — structure, differentiation, function, and phylogeny // Arditti J. (ed.) Orchid biology. Reviews and perspectives, 4. Ithaca etc.; Timber Press, 1987. P. 105—138. — *Rosso S. W.* The vegetative anatomy of the *Cypripedioideae* (*Orchidaceae*) // Journ. Linn. Soc. London (Bot.). 1966. Vol. 59. P. 309—341. — *Schill R.* Palynologische Untersuchungen zur systematischen Stellung der *Apostasiaceae* // Bot. Jahrb. 1978. Bd 99. S. 353—362. — *Schill R., Pfeiffer W.* Untersuchungen an Orchideenpollinien unter besonderer Beruecksichtigung ihrer Feinskulpturen // Pollen et Spores. 1977. Vol. 19. P. 5—118. — *Stoutamire W. P.* Terrestrial orchid seedlings // Withner C. L. (ed.) The orchids. Scientific studies. New York, 1974. P. 101—128. — *Swamy B. G. L.* Vascular anatomy of orchid flowers // Bot. Mus. Leafl. Harvard Univ. 1948. Vol. 13. P. 61—95. — *Thorne R. F.* Proposed new realignments in the angiosperms // Nord. Journ. Bot. 1983. Vol. 3, N 1. P. 85—117. — *Vermeulen P.* The system of the *Orchidales* // Acta Bot. Neerl. 1966. Vol. 15. P. 224—253. — *Vogel de E. F.* Monograph of the tribe *Apostasieae* (*Orchidaceae*) // Blumea. 1969. Vol. 17. P. 313—350. — *Wagner P.* Vessel types of the monocotyledons: a survey // Bot. Notis. 1977. Vol. 130. P. 383—402. — *Williams N. H.* Subsidiary cells in the *Orchidaceae*: their general distribution with special reference to development in the *Oncidieae* // Journ. Linn. Soc. London (Bot.). 1979. Vol. 78. P. 41—66. — *Williams N. H.* The biology of orchids and Euglossine bees // Arditti J. (ed.) Orchid biology. Reviews and perspectives, 2. Ithaca etc.: Timber Press, 1982. P. 119—172.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР
Ленинград

Получено 21 I 1991

SUMMARY

The main trends in the evolution of the root, leaf, stem and flower in orchids from their supposed ancestor are presented. They were outlined on the basis of study of the Euro-Asian members of the family.

УДК 581.5
© 1991 г.

Я. Баркман

ВЕРНОСТЬ И ХАРАКТЕРНЫЕ ВИДЫ: КРИТИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА

J. J. BARKMAN. FIDELITY AND CHARACTER-SPECIES: A CRITICAL EVALUATION

Верность — самое фундаментальное понятие в фитоценологической школе Браун-Бланке. Оно может быть применено ко всем нефенотипическим таксонам и всем синтаксонам независимо от ранга. Это относится как к верным, так и дифференцирующим видам. В последнем случае необходимо указывать ранг синтаксона, в пределах которого таксон является дифференцирующим. Не только таксоны, но их разные формы роста и микроместообитания могут характеризовать определенный синтаксон. Предлагается новая концепция: «элементарная ценотическая единица» (elementary coenological unit: ECU) для комбинации «таксон—форма роста—микроместообитания». Верность ECU (или таксонов) ограничена во времени и в пространстве. Обсуждаются различные случаи этих ограничений. Верность — это количественное понятие. Критически разбирается известная шкала верности W. Szafer и B. Pawlowski (1927) и предлагается новая шкала. Она также 5-балльная, но имеет 2 градации верности, 2 градации неверности и один класс индифферентных видов. Обсуждаются критерии верности: степень обилия/покрытия, жизненность, генеративность и константность (степень присутствия). Показано, что изменения этих параметров ни в коей мере не являются параллельными. Обсуждается их биологическая значимость. Предлагается не принимать во внимание виды с пониженной жизненностью и базировать верность на отношении между величиной модифицированного общего покрытия в данном синтаксоне и в синтаксоне с наиболее сходными величинами. Пороговыми значениями этого отношения предлагаются 5, 2, 0.5 и 0.2.

Введение. Верные и дифференцирующие виды

Верность — самое фундаментальное понятие школы Браун-Бланке (SIGMA, Цюрих—Монпелье, Франция—Швейцария) в фитосоциологии. Это также концепция, которой данная школа отличается от всех остальных школ науки о растительности. Верность может быть определена как степень предпочтения видом определенной ассоциации. На практике это понятие часто относят к единицам более низкого ранга (подвидам, разновидностям, экотипам), но нет каких-либо существенных возражений против применения его для более высоких категорий (секций, родов). Точно так же привязанность может быть и к более высоким категориям растительности (союзам, порядкам, классам), так что в более общем смысле скорее следует говорить о предпочтении таксоном определенного синтаксона.

Если таксон имеет только один оптимум, он называется характерным или верным. Таковы оригинальные характерные таксоны в работе Braun-Blanquet и E. Furrer (1913). Если таксон имеет несколько оптимумов, мы говорим о дифференцирующих таксонах. Вместе они образуют группу диагностических видов в противоположность сопровождающим видам, которые столь же или более часты и в других синтаксонах. Константные сопровождающие виды вместе с диагностическими образуют характеризующую комбинацию видов. В отличие от представления о константных видах понятие дифференцирующих видов — это синтетическая концепция (мы должны знать все или большинство синтаксонов региона для того, чтобы решить, является ли таксон характерным или дифференцирующим для синтаксона «А» или нет). Это особенно справедливо для верных таксонов. На практике понятие о дифференцирующем таксоне часто используется в широком смысле, а именно как о таксоне, отличающем синтаксон «А» от синтаксона «В». Это положение уже совершенно очевидно, когда мы сравниваем только 2 таблицы геоботанических описаний. Более строгое и формальное определение дифференцирующих таксонов следующее: это таксоны, которые отдают предпочтение только одному из синтаксонов в пределах синтаксона более высокого (следующего в иерархии) ранга, например, встречающиеся в одной ассоциации в союзе из 5 ассоциаций, но которые могут также встречаться в других союзах.

Дифференцирующие таксоны обычно используют для того, чтобы различать субассоциации и варианты, но нет существенных возражений против их использования при различении ассоциаций, союзов и более высоких категорий. В современной фитосоциологии Браун-Бланке это, по сути, так и делается. Поэтому необходимо различать: 1) таксономический ранг (уровень) самого дифференцирующего таксона, 2) синтаксономический уровень (ранг) выделяемого синтаксона и 3) уровень, на котором таксон является дифференцирующим (Barkman, 1958). Например, подвид может быть ограничен какой-то одной ассоциацией в пределах союза, а вид — определенной субассоциацией в пределах всего порядка, к которому эта субассоциация принадлежит (см. примеры, приводимые J. Barkman, 1958). Таксоны, которые одинаково часто встречаются в двух из четырех или более ассоциаций одного союза, в строгом смысле не являются дифференцирующими, но те из них, которые встречаются во всех ассоциациях, кроме одной, рассматриваются негативными дифференцирующими таксонами этой единственной ассоциации.

Можно выстроить целую шкалу возможностей таксонов, ограниченных, скажем, одной ассоциацией в пределах: 1) союза, 2) порядка, 3) класса, 4) формации или, наконец, 5) всех растительных сообществ в исследуемом районе. Только последние из названных будут верными таксонами. Это показывает, что верные таксоны — это очень специфический, крайний случай дифференцирующих таксонов. Предпоследние из перечисленных, хотя они по сути только дифференцирующие, H. Doing и V. Westhoff назвали «характерными видами в пределах формации». Например, в Нидерландах *Valeriana officinalis* и *Filipendula ulmaria* приурочены к мокрым, эутрофным, иногда нитрофильным высокотравным сообществам (это верные виды союза Filipendulion), но они также растут в единственной лесной ассоциации Macrophorbio—Alnetum, поэтому являются дифференцирующими (верными) видами этой ассоциации в пределах группы лесных классов.

Принцип верности вначале применялся только к характерным видам (Braun-Blanquet, Furrer, 1913), но затем был расширен и на понятие дифференцирующих видов (Koch, 1925). Далее это понятие разрабатывал M. Schwickerath (1940, 1942), который различал виды, дифференцирующие: 1) эдафические варианты и субассоциации, 2) варианты и субассоциации классов почвенной влажности и 3) различные сукцессионные стадии (сингенетические дифференцирующие виды). Идя таким путем, можно проводить трехмерное разделение ассоциации на более низкие единицы. Barkman (1958) расширил использование дифференцирующих видов на более высокие синтаксоны и, кроме того, раздвинул границы понятия валидности.[1] Он также распространил концепцию как верных, так и дифференцирующих видов на подвиды и другие таксоны (Barkman et al.,1958). Однако понятие верности не только расширялось: оказалось необходимым ограничивать его валидность как в пространстве, так и во времени.

Ограничение концепции верности в пространстве

По мере того как в 20—30-х гг. фитосоциологическая школа Браун-Бланке прогрессировала и расширялись районы исследования, становилось все более очевидным, что валидность верных видов обычно ограничена географически. Причин этому множество. Во-первых, синтаксон и его верный таксон редко имеют один и тот же географический ареал. Это означает, что, с одной стороны, синтаксон может быть охарактеризован дифференцирующими таксонами лишь в части своего ареала; с другой стороны, обсуждаемый таксон может быть верным другим единицам растительности (или не быть таковым) за пределами ареала синтаксона. Во-вторых, таксон 1 не обязательно должен быть повсеместно верным синтаксону «А» даже там, где их ареалы совпадают. Barkman (1958) приводит 3 возможности, почему это может быть так.

---

[1] Валидность синтаксона англ.: validity of syntaxon — соответствие выделенного нового синтаксона требованиям «Кодекса фитосоциологической номенклатуры».

1. Если в какой-то части такого общего ареала встречается второй синтаксон (В) и таксон 1 имеет одинаковую встречаемость и в А, и в В, то по определению он не является верным видом ни в А, ни в В.

2. Требования к условиям среды таксонов и синтаксонов часто изменяются в зависимости от макроклимата, но совсем не обязательно они меняются одинаково. Поэтому в части общего ареала таксон 1 и синтаксон А могут «разойтись». Например, *Galium pumilum* — верный вид ассоциации Mesobrometum (сухие меловые луга) в Нидерландах и союза Nardo—Galion (сухие кислые бедные луга) в северной Германии.

3. В центре своего распространения виды часто имеют больший генофонд и более оптимальные климатические условия, что позволяет им заселять разнообразные местообитания и принимать участие в покрове различных синтаксонов (при этом они не являются верными какому-либо из них или единицам более высокого ранга, как, например, союзам или порядкам). Они часто становятся верными какой-то ассоциации только на границе своего ареала, где в целом неблагоприятный для них макроклимат должен быть компенсирован специфическими условиями обитания. Северный вид *Pedicularis palustris* является верным для порядка Caricetalia nigrae в Нидерландах, но в Средиземноморье он верный вид ассоциации Gentiano—Cladinetum. Южные виды демонстрируют обратную картину: *Euphorbia paralias* — верный вид порядка Ammophiletalia в южной Франции, является верным видом ассоциации Euphorbio—Ammophiletum в Нидерландах. *Brachypodium pinnatum* встречается во всех ассоциациях Brometalia в Южной и Центральной Европе и только в Mesobrometum (Koelerio—Gentianetum) — в Нидерландах. Примеры этих трех возможностей приводят также Barkman (1958), U. Westhoff и E. van der Maarel (1973).

Можно добавить и 4-й, пока гипотетический случай, когда вид 1 встречается в различных синтаксонах, но в части его ареала имеется более конкурентоспособный вид 2, который вытесняет вид 1 из всех синтаксонов, кроме одного, местообитание которого неблагоприятно виду 2. В таком случае вид 2 «делает» вид 1 характерным. Комбинация описанных случаев (3 и 4), вероятно, объясняет поведение некоторых видов южнорусских степей в Нидерландах. На Украине они могут встречаться в различных степных ассоциациях, в Нидерландах, где климат для них менее благоприятен, они становятся верными одной ассоциации сорной сегетальной растительности, возможно, из-за несомкнутого пионерного покрова зерновых полей и отсутствия конкуренции со стороны местных видов.

Braun-Blanquet (1964) пришел к заключению, что валидность характерных видов обычно ограничена и должна оцениваться в пределах климатически однородного региона. Но во всех приведенных выше случаях мы не должны забывать, что в разных районах вид часто может быть представлен разными подвидами или географическими расами, поэтому географическое изменение степени верности относится только к крупным таксонам (Линнеевским видам). Каждый из более мелких таксонов может быть верным только одному синтаксону на всем его ареале. Даже в пределах небольшого района убиквисты могут иметь различные экотипы и кариотипы, каждый из которых верен своему собственному синтаксону. Много таких примеров приведено в статье E. Landolt (1977). Но если типы растений невозможно различать морфологически, то они имеют очень низкую диагностическую ценность в полевых исследованиях. Во Французской Юре *Cardamine pratensis* имеет 16 хромосом (2n) в Fagetalia и Mesobromion, 30 — в Arrhenaterion, 40 — в Magnocaricion, но эти кариотипы морфологически неразличимы (Guinochet, 1955).

На основании относительных размеров и расположения ареалов таксонов и синтаксонов, а также на основании их поведения в общей части ареала E. Meijer Drees (1951) выделил 8 типов верных видов, R. Becking (1957) и Barkman (1958) приняли их с некоторыми модификациями.

Ограничение концепции верности во времени

Мне не удалось найти четкого обсуждения этого вопроса в литературе, хотя факты хорошо известны. Изменения статуса таксона во времени могут быть, по моему мнению, разделены на 5 различных классов.

1. Внедрение таксонов в уже существующий синтаксон. В Нидерландах нитрофильные зоны паводка на наветренных берегах эутрофных рек и озер заняты Bidention tripartiti. В последние 60 лет американский заносный вид *Bidens connatus* заселил эти сообщества и стал еще одним характерным видом союза (в дополнение к местным *Bidens tripartitus* и *B. cernuus*, которые сейчас потихоньку вытесняются). Во время кораблекрушения в 1870 г. судно с грузом клюквы из Америки было выброшено на о-в Тершеллинг. *Oxycoccus macrocarpus* укоренилась и распространилась в мокрых междюнных понижениях и стала локальным и часто доминантным характерным видом ассоциации Empetro—Ericetum tetralicis, в то время как местный вид *Oxycoccus palustris* по-прежнему остается характерным видом Sphagnetalia magellanici. В данном случае налицо мирное сосуществование американского и голландского видов, занимающих разные местообитания.

2. Совместная иммиграция чуждых видов может стать причиной формирования новых синтаксонов в существующих местообитаниях. После второй мировой войны вместе с американской армией в Западную Германию иммигрировали многие американские виды. Вдоль среднего течения крупных рек Германии такие виды как *Rudbeckia laciniata, Solidago canadensis, Impatiens glandulifera* нашли подходящие для себя условия. Они образовали совершенно новую ассоциацию Rudbeckio—Solidaginetum canadensis, для которой и стали характерными.

3. Иммиграция в местообитания, создаваемые человеком. В противоположность Восточной Европе сухие бедные кислые песчаные почвы в Нидерландах в естественном состоянии заняты не сосновыми, а дубово-березовыми лесами. Querco—Betuletum замещаются в Восточной Германии и Западной Польше Leucobryo—Pinetum. Большинство этих лесов были вырублены и превратились в верещатники с *Calluna* или на их месте образовались развеваемые пески. Начиная с 1860 г. многие пустоши и песчаные дюны были засажены *Pinus sylvestris*, которая ранее встречалась как местный вид только единичными деревьями на болотах. Постепенно произошло естественное обогащение этих плантаций как за счет колонизации видами, которые уже присутствовали (спорадически) в пустошах, например, *Lycopodium annotinum, L. selago*, так и за счет иммиграции видов из других стран, таких как *Linnaea borealis* (в 1870 г.), *Listera cordata* (в 1950 г.), *Goodyera repens, Ptilium crista-castrensis*, а также большого числа симбиотических и паразитических макрогрибов, типичных для сосновых лесов. Они стали характерными видами для возникшей ассоциации. Мы называем такую ассоциацию «возникшей», чтобы отличить этот процесс от нормальной сукцессии. Такой «возникшей» ассоциацией является Leucobryo—Pinetum, которая развивается теперь за пределами ее естественного ареала (хотя все еще фрагментарно, поскольку виды, перечисленные здесь, редки, а некоторые, как *Pyrola chlorantha*, до сих пор отсутствуют).

4. Уничтожение или нарушение местообитаний человеком изменяет верность таксонов. В XIX в. *Cryphaea arborea* был частым видом в Нидерландах как в ассоциации Cryphaeetum arboreae (эпифитный моховой унион на *Sambucus nigra* в густых низких затененных зарослях бузины в карбонатных морских внешних дюнах), так и в ассоциации Uloto phyllanthae—Tortuletum laevipilae (унион на старых деревьях вяза *Ulmus* × *hollandica* с солнечной наветренной стороны вдоль дорог на глинистых польдерах в западных и северных частях Нидерландов).[2] Эти 2 униона существуют до сих пор, но

---

[2] Никаких описаний в прошлом веке не делалось, коллекторы мхов часто брали смешанные образцы, так что в наших старых гербариях представлены полные видовые комбинации—«описания».

из-за возросшего загрязнения воздуха *Cryphaea* исчез из внутренних районов и отступил на побережье, где загрязнение менее губительно. Таким образом, он стал характерным видом только Cryphaeetum.

5. Климатические изменения приводят к изменениям верности. О флористическом составе доисторических растительных сообществ известно очень мало, особенно если отсутствует достаточное количество макроостатков, сохранившихся in situ, как, например, в болотах. *Scheuchzeria palustris* был частым сопровождающим видом классов Parvocaricetea и Scheuchzerietea в Приатлантике (Rybničhkova, 1974). Вероятно, именно благодаря изменениям климата условия произрастания этого вида в Западной Европе ухудшились, и сейчас он является характерным видом только одной ассоциации Scheuchzerietum palustris. *Sphagnum imbricatum* был основным эдификатором в голландских и северо-германских болотах до 1300 г. н. э. Им слагались 90% омбротрофных верховых болот, и он был характерным видом ассоциации Erico—Sphagnetum magellanici, образующей бугры в болотах Западной Европы. Сейчас встречается только в мезотрофных болотных сообществах ассоциации Sphagnetum palustris-papillosi. Ледниковые и третичные реликты сейчас часто имеют узкую экологическую амплитуду и являются верными только для одной ассоциации. Например, в Средиземноморье третичный реликт *Cneorum tricoccum* строго приурочен к ассоциации Calycotomo—Myrtetum (Braun-Blanquet et al., 1951).

Совершенно очевидно, что в геологическое время валидность характерных таксонов ограничивается также эволюцией и исчезновением как таксонов, так и синтаксонов.

Степени верности

До сих пор мы рассуждали о верности так, как если бы это был абсолютный признак. Но существуют степени верности. W. Szafer и B. Pawłowski (1927) первыми стали различать 5 степеней верности: 5 — исключительный таксон, 4 — избирательный, 3 — предпочитающий, 2 — индифферентный, 1 — чуждый. Верными видами могут считаться только таксоны с 3—5-й степенями верности, таксоны со степенью верности 1—2 — сопровождающие виды и, строго говоря, они всего лишь случайные виды, по сути не принадлежащие к рассматриваемому сообществу. Степени верности основывались главным образом на различиях степени присутствия (классы константности) и в меньшей степени на оценке обилия—покрытия. Жизненность практически не играла никакой роли.

Авторы точно не указали, сравнивают ли они присутствие таксона в рассматриваемом синтаксоне с присутствием его во всех других синтаксонах или же только в наиболее близких синтаксонах. Нет определенности в этом вопросе и у Braun-Blanquet (1964). Но разница в этих случаях огромна, — сравниваем ли мы присутствие таксона со средним присутствием во всех других синтаксонах или лишь с ближайшим более высоким присутствием. R. Becking (1954, 1961) основывал верность на верном присутствии, верной общественности, верном обилии—покрытии и верной жизненности, причем каждая величина высчитывалась как отношение среднего значения показателя в данной единице растительности к средней величине этого показателя во всех доступных участках растительности независимо от единиц растительности. Можно легко показать, что согласно этому определению вид, который не является верным ни одному синтаксону, может оказаться верным различным синтаксонам в одном и том же регионе только из-за того, что указанное отношение для него будет больше 1 в разных синтаксонах, например, *Quercus robur* в Querco—Betuletum и в Querco—Carpinetum. Верным может оказаться и вид с очень широкой экологической амплитудой. Например, *Gentiana pneumonanthe* имеет оптимум в ассоциации Nardo-Gentianetum (Nardetalia), но его присутствие в Ericetum tetralicis, хотя и намного ниже, все еще много выше, чем «во всех доступных участках растительности» в Нидерландах только потому, что этот вид отсутствует во всех водных сообществах, болотах, засоленных маршах, богатых лугах, на пашне, в зарослях кустарников, в лесах.

В школе Браун-Бланке обычно принято, хотя нигде строго не оговорено, сравнивать степени присутствия вида в определенной ассоциации только с наиболее близкими типами сообществ или даже скорее с тем типом, где вид имеет следующую, более высокую степень присутствия. Проводя такую процедуру, нужно сравнить только синтаксоны одного ранга. Предположим, что вид имеет встречаемость V в ассоциации *x* и гораздо более низкую степень присутствия (*P*) во всех остальных ассоциациях, но и в то же время в субассоциации 1 ассоциации *y* его встречаемость также V класса (в целом в ассоциации *y* его встречаемость II). Такой вид остается верным ассоциации *x* (и дифференцирующим в *y*1). Точно так же, если в двух союзах A и B, каждый из которых включает по 5 ассоциаций, степени присутствия следующие: в A — V II III IV V, в B — 0 I 0 III I, то этот вид является характерным видом союза A, несмотря на его высокую встречаемость (III) в ассоциации B4, потому что его средняя величина *P* в двух союзах соответственно 3.6 и 1.0.

Хотя классы верности Szafer и Pawłowski полностью приводились во всех трех немецких изданиях знаменитой книги Браун-Бланке «Фитосоциология» (1928, 1951, 1964), в английском издании (1932), а также в хорошо известном сборнике «Handbook of Vegetation Science» в ч. V (Westhoff, Van der Maarel, 1973), эти классы редко используются в литературе. Здесь необходимо привести некоторые критические замечания.

Во-первых, нет оснований отказываться от использования классов верности и для дифференцирующих таксонов. Если вид встречается только в двух союзах: A (с 4 ассоциациями) и B (с 5 ассоциациями) и его степень присутствия в A — III 0 0 I, а в B — II IV III V III, можно говорить, что он является характерным видом союза B и в то же время дифференцирующим видом ассоциации A1 в пределах союза A. В обоих случаях степень его верности — 4. В первом случае степень присутствия этого вида сравниваем на уровне союзов [средняя величина — $^1/_5 \times (2+4+3+5+3) = 3.4$] со следующей наибольшей величиной в любом другом союзе [средняя величина в A — $^1/_4 \times (3+1) = 1$]. Во втором случае мы сравниваем степень их присутствия на уровне ассоциаций в пределах союза A, наибольшая величина — 3, со следующей в пределах того же союза на том же уровне, равной 1. Если бы этот вид отсутствовал в ассоциации A4, то он был бы исключительным дифференцирующим видом ассоциации A1 (верность 5), но по-прежнему только избирательным верным видом союза B (верность 4). Очевидно, что в случае отрицательных дифференцирующих видов степень верности должна устанавливаться путем сравнения не со следующей более высокой величиной присутствия, но с более низкой. Если бы степень присутствия в 5 ассоциациях союза была бы: III V II I 0, вид не являлся бы хорошим отрицательным дифференцирующим видом последней ассоциации (различия между I и 0 слишком малы). И в случае III IV V IV 0 он был бы более «неверным» видом, чем в случае II III V II 0.

Во-вторых, кажется нелогичным различать 3 степени верности (3—5) и только одну степень «неверности» (1). Симметричная 7-балльная шкала позитивных и негативных оценок той же степени детальности, что и рассматриваемая шкала Szafer и Pawłowski, была предложена мною на лекции в 1956 г. Но теперь, однако, мне кажется, что достаточно иметь только 2 степени верности. Следовательно, мое предложение — 5-балльная шкала: степени 1 и 2 — для верных, 0 — для индифферентных и —1 и —2 — для «неверных» видов.

В-третьих, хотя шкала Szafer и Pawłowski комплексна и основана на комбинации степени присутствия (*P*) и покрытия (*C*), она не принимает в расчет все возможные комбинации, например, *P5C4* в противоположность *P1C3*. Она также предполагает, что более высокая степень присутствия всегда связана с равным или более высоким покрытием, что не всегда так.

В-четвертых, авторы основывают свою концепцию верности на различиях в степени присутствия, но одно дело — когда *P* в двух ассоциациях равно 80 и 50 % и другое — 40 и 10 %. Я предлагаю использовать реальное присутствие в процентах вместо 5 классов присутствия и высчитывать частное от деления наибольшей величины на следующую за ней. Для того чтобы принимать во внимание как *P*, так и *C*, можно использовать *TCV* (сумма средних величин покрытия видов в синтаксоне). Поскольку эта величина включает и те описания, где вид отсутствует, можно рассматривать *TCV* как комбинацию присутствия (константности) и среднего покрытия в описаниях, где вид встречается (так называемое характерное покрытие *CCV*). Степень верности должна базироваться на величинах как частных *P* и *CCV*, так и на частных *TCV*.

Maas и Westhoff (цит. по: Doing Kraft, 1956) обратили внимание на тот факт, что некоторые виды лучше развиваются в определенных синтаксонах, не имея при этом более высоких величин *P* или *C*. Типичный пример в Нидерландах — *Caltha palustris*. Это характерный вид союза Calthion (Molinietalia), который представлен эутрофными, постоянно мокрыми, часто удобряемыми сенокосами на торфяниках вдоль ручьев. Но оптимально этот вид развит в Scirpo-Phragmitetum calthetosum (Phragmitetalia), в высоких тростниковых зарослях в эутрофных глинистых дельтах наших крупных рек в зоне приливов. При высоких приливах цветки *Caltha* оказываются погруженными на 2—3 м под воду (очень забавное зрелище!). Они вдвое больше обычных, а сами растения могут быть до 1 м высотой (*Phragmites* может здесь достигать 5 м). Maas и Westhoff назвали такие растения опулентами, чтобы отличить их от характерных видов, но в лекции 1956 г. я высказал мнение, что как раз эти виды могли бы быть настоящими характерными видами, если за главный критерий верности принимать экологический оптимум.

Жизненность и генеративность — важные критерии для определения оптимума местообитания вида (таксона). Braun-Blanquet (1928, 1951) не разделял эти два понятия, предлагая смешанную, 4-балльную шкалу качественной оценки. V. Vareschi (1931) первым разделил эти понятия и предложил для каждого из них 6-балльные шкалы. H. Zoller (1954) ввел 4-балльную шкалу для жизненности и 5-балльную — для генеративности. Это существенно, поскольку эти два параметра часто находятся в противоречии. Водный мох *Fontinalis antipyretica* процветает в воде, но плодоносит только, когда осушаются водоемы или каналы прочищаются человеком и мох оказывается выброшенным на берег. Он плодоносит перед тем как погибнуть. Многие растения меловых лугов под воздействием внесения азота набирают большую массу, но при этом прекращают цвести и плодоносить. Сходные явления наблюдаются, когда растения солнечных местообитаний попадают в тень. Zoller (1954) также настаивал на необходимости иметь объективные количественные критерии. Работая только с *Bromus erectus*, он использовал 3 критерия для жизненности (высота растения (H_p), высота листовой части (H_b), диаметр кочки) и 2 критерия для генеративности (число цветущих и плодоносящих побегов на 1 м^2, число колосков на побег в группе из 10 наиболее развитых побегов на 1 м^2). Первый из выбранных критериев генеративности, на мой взгляд, не корректен, потому что это, по сути, смесь параметров генеративности и обилия. Лучше использовать процент генеративных побегов (побегов стеблей или растений), как это сделали при аутэкологическом исследовании вида *Scheuchzeria palustris* Westhoff и Passchier (1958).

Zoller (1954) предложил «репрезентативное число» *R* («Representationszahl»):

$$R = \frac{\Sigma M H_p (V + F)}{n},$$

где n — число описаний в таблице (синтаксон), M — степень покрытия, F — генеративность. Использование H_p (высота растения) нелогично, поскольку этот признак уже интегрирован в параметре V (жизненность — vitality), можно только гадать, добавляет ли он что-то жизненности или генеративности. Однако возможно, что этот показатель — самый интегрированный параметр для определения оптимума вида. Сам автор не различал степени верности, но считал верными только те виды, у которых величина *R* превышает, по крайней мере, в 10 раз аналогичную величину в любом другом синтаксоне того же ранга. Но в принципе возможно определить степень верности через ранжирование *R*.

Корреляция между параметрами верности

Как было подчеркнуто выше, жизненность и генеративность совсем не обязательно демонстрируют параллельные изменения, как раз наоборот. Очень редко можно найти полное совпадение между параметрами верности. Наиболее поучительный пример был приведен J. Massart (1910): *Ammophila arenaria* встречается во многих растительных ассоциациях на карбонатных приморских дюнах в Бельгии и Нидерландах. Во внутренних дюнах он растет в виде редких изолированных растений, имеет низкое покрытие, редко цветет, а если это происходит, то его плоды часто поражаются *Claviceps purpurea.* В ассоциации Euphorbio—Ammophiletum на внешних приморских дюнах, где постоянно накапливаются песок и питательные вещества, образует густой покров, формирует кочки, обильно цветет, и его плоды не поражаются грибом. Степень присутствия одинакова во всех сообществах, но обилие, степень покрытия, общественность и генеративность значительно выше в Euphorbio—Ammophiletum. Zoller (1954) сравнивал поведение *Bromus erectus* в 8 ассоциациях союза Mesobromion, и в 2 — Xerobromion в Швейцарии. Во всех ассоциациях вид был константен (P=100 %). Диаметр кочек и высота листовой части были хорошо скоррелированы, но общая высота растений варьировала очень сильно, а генеративность — слабее.

У споровых эпифитов в Нидерландах жизненность, генеративность, степень покрытия и общественность часто имеют положительную корреляцию, но бывают и исключения, а константность часто совсем не связана с этими параметрами (Barkman, 1958). Это можно продемонстрировать. В нижеприведенных примерах

		Ramalina farinacea	
		P	*CCV*
Physcietum ascendentis	(28)	36	9.8
Parmelietum acetabulae	(31)	45	2.5

		Lecidea elaeochroma	
		P	*CVV*
Lecanoretum carpinae	(21)	100	41.00
Opegraphetum subsiderellae	(10)	80	9.3
Arthopyrenietum gemmatae	(19)	37	7.7

		Dicranoweisia cirrhata			
		P	*CCV*	*V*	*F*
Uloto phyllantae—Tortuletum laevipilae, нормальный тип	(114)	26	5.9	2.0	30
То же, фация водостоков	(47)	26	53.4	2.4	45
Dicrano scoparii—Hypnetum filiformis	(68)	76	32.0	2.1	44

P — степень присутствия, *CCV* — характеризующая величина покрытия (среднее покрытие вида в описаниях, где вид встречается), *F* — генеративность (генеративная фракция популяции), *V* — средняя жизненность (1 — пониженная жизненность, 2 — нормальная, 3 — превосходная). Количество описаний на синтаксон приведено в скобках.

Критерии верности

Очевидно, что различные критерии верности часто дают разные результаты, так что приходится делать выбор. Хотим ли мы дать для каждой комбинации (таксон 1 / синтаксон А) различные величины показателей верности, одну на каждый параметр? Или же выбираем только один параметр, и если так, то какой? Или же объединяем все параметры в одну величину? И если так, то получаем ли мы взвешенную величину в отношении этих параметров, поскольку некоторые кажутся нам более важными, чем другие?

Прежде чем отвечать на эти вопросы нужно решить, хотим ли мы определить биологический оптимум вида или его практическую диагностическую ценность. В первом случае биомасса или предпочтительно чистая первичная продуктивность были бы наиболее важны, но их трудно измерить в поле, особенно, если мы хотим включить (а это следует делать) подземную продукцию. То же относится к репродуктивной сфере, особенно, если мы хотим измерить не только число цветков, образующихся за сезон, но также количество семян и (что необходимо делать) процент жизнеспособных семян (или диаспор в целом). В микоценологии часто устанавливается общая годичная продукция карпофоров (число или сухая масса). Жизненность также важный, но трудно измеряемый показатель.

Если же мы более заинтересованы в диагностической ценности, то важны другие аспекты. Вид, который заметен и узнаваем в течение всего года (хамефит или фанерофит), более полезен в качестве диагностического, чем геофит или мало живущий однолетник, или еще хуже — эфемерный или постоянно подземный гриб, микроскопическая водоросль или редко цветущее, или плодоносящее растение, которое идентифицируется только в генеративном состоянии (виды *Sparganium*, *Utricularia*, *Bryum*, *Fossombronia*, многие корковые лишайники). Вид с присутствием 15 % может быть более верным, чем вид, имеющий 80 % присутствия (в зависимости от его встречаемости в других синтаксонах), но в поле редкие верные виды, конечно, менее полезны в качестве диагностических видов.

Далее мы должны различать степень и значимость (надежность) верности. Если вид встречается в 3 из 10 описаний в таблице А, в 1 из 10 описаний в таблице В, это различие несущественно. Но если в 30 из 100 и в 10 из 100, то такая разница существенна, хотя степень верности та же самая. Следовательно, прежде чем говорить о характерных таксонах, мы должны определить критерий χ^2, если, конечно, различия не настолько очевидны, что сомнения не возникают (математики часто придают меньшее значение тестам, чем биологи!).

Синтаксоны по существу — это статистические понятия, основанные на константности и отсюда на степени верности. Константность (степень присутствия) является, следовательно, очень важным критерием. Только повторяющаяся встречаемость вида в различных сообществах синтаксона доказывает, что его встречаемость не простая случайность. То же относится к встречаемости в пределах сообщества. Каждая взрослая особь может рассматриваться как успешный результат естественного опыта посева. И точно так же, как один экспериментальный успех ни о чем не говорит, мало значит и присутствие одной особи. В 1958 г. я даже выдвинул тезис, что присутствие одиночной, плохо развитой особи (в системе обозначений Браун-Бланке) более убедительно доказывает, что вид не принадлежит данному растительному сообществу, чем его отсутствие. Потому что вид может отсутствовать в подходящем синтаксоне (местообитании) из-за недоступности: ближайшие популяции слишком далеко, или по историческим причинам: биотоп слишком молод и у вида не хватило времени, чтобы попасть в него. Или же другие более конкурентные виды попали в него раньше и заняли все доступное пространство (принцип первичности).

Низкая степень присутствия, следовательно, не всегда указывает на оптимальные условия или синтаксон. Однако шанс, что это не так, уменьшается с увеличением числа описаний, если эти описания сделаны в различных сообществах (фитоценозах), расположенных в разных частях ареала синтаксона. И в современной фитосоциологии принято выполнять эти требования. В то время как в 20—30-е годы новые ассоциации часто описывались на основе 5—10 описаний, теперь новые ассоциации обычно базируются на 20—50 и более описаниях. Если сравнить 3 стандартные работы по синтаксономии — R. Tüxen (1937) по Северо-восточной Германии, Braun-Blanquet et al. (1951) для средиземноморской Франции, E. Oberdorfer (1977) по Южной Германии[3] — мы обнаружим, что доля ассоциаций и субассоциаций, основанных на *5* или менее описаниях, соответственно равна 19, 21 и 12 %; на 10 или менее: 54, 46 и 23; на 15 или более: 22, 36 и 65; на 30 или более: 6, 5 и 42. В двух первых работах очень немного ассоциаций и субассоциаций базировались на более чем 50 описаниях, в работе Oberdorfer (1977) эта категория составляет 26 %, некоторые из них основаны на более чем 200 описаниях и несколько — на более чем 500.

Для вычисления степени присутствия как основы для определения верности я рекомендую исключать виды с присутствием *r* (1 или 2 особи на пробной площадке) и с сильно пониженной жизненностью.

Обилие — второй хороший критерий верности, особенно, на низших уровнях, потому что важно знать, скажем, 5 или 100 экз. смогли поселиться в сообществе. Но для определения оптимума вида уже не столь важно, 100 или 1000 особям это удалось. С другой стороны, степень покрытия — важный момент на верхних уровнях шкалы из-за воздействия на другие растения путем изменения микроклимата, накопления подстилки, конкуренции за воду и минеральные вещества, из-за аллелопатии. Поэтому комбинированная шкала Браун-Бланке «обилие—покрытие» не только практична (трудно подсчитать или оценить число особей, если их больше 100, и различить покрытие в 1 или 2 %), но эта комбинированная шкала имеет смысл и с биологической точки зрения. В Нидерландах большинство полевых исследователей пользуются усовершенствованной шкалой Браун-Бланке, которую предложили Barkman с соавторами (1964). В этой шкале *r*, «+», *1* и *2m* относятся к обилию и даются, когда степень покрытия меньше 5 %. Символы *2a*, *2b*, *3*, *4* и *5* относятся исключительно к покрытию и не зависят от обилия. Символ *r* означает 1—2 особи на пробную площадь («минимум ареал»), «+» — 3—20 особей; *1* — 21—100 особей; *2m* — более чем 100; *2a* — покрытие 5—12.5%; *2b* — 12.5—25; *3* — 25—50; *4* — 50—75; *5* — 75—100 %. Если нужно, то первые 4 символа могут быть усовершенствованы путем добавления буквенных символов: *p* (покрытие меньше 1 %), *a* (покрытие 1—2 %) или *b* (2—5 %), например, *ra*, +*p*, 1*b*. Для вычислений символы могут быть преобразованы в реальные величины покрытия (что совершенно произвольно для *r*, «+», *1* и *2m*) или в качественную более или менее логарифмическую шкалу (*r* = 1, «+» = 2, *1* = 3, *2m* = 4, *2a* = 5, *2b* = 6, *3* = 7, *4* = 8, *5* = 9). Последнее имеет преимущество в том, что случайное доминирование вида на одной из пробных площадок не слишком сильно повлияет на оценку покрытия вида в общей таблице синтаксона.

Степень покрытия может быть хорошим указанием на оптимум вида, но при этом нужна осторожность. Высокое покрытие может быть результатом или исторического события (вид попал первым), или отсутствия сильных конкурентов. В обоих случаях высокая степень покрытия не указывает на оптимальные условия для вида. Часто вид становится абсолютным доминантом после нарушения покрова (пожар, затопление, вырубка леса, ураган, дренаж человеком), и это может быть очень кратковременным эффектом.

Горизонтальное (проективное) покрытие, вероятно, наилучший параметр для измерения воздействия вида на микроклимат (перехват света), но это плохая мера оценки биомассы и даже листового индекса. При короткой перспективе вертикально направленные листья, когда на них смотришь сверху, выглядят гораздо короче, чем горизонтально прикрепленные листья. На сенокосах горизонтальное покрытие *Festuca rubra* составляет 8 %, а *Trifolium repens* — до 80 %. Если же сделать вертикальный разрез и посмотреть со стороны (горизонтально), то процент покрытия (на выс. 10 см) составляет для *Festuca* 70 %, а для *Trifolium* — 10 %, т. е. величины для этих двух видов оказываются обратными. Биомасса (сухой вес) каждого вида оказалась равна 50 % от общего запаса, т. е. она не коррелировала ни с вертикальным, ни с горизонтальным покрытием. Совершенно очевидно, что при обычной процедуре оценки покрытия биомасса растений с вертикально направленными листьями сильно недооценивается.

---

[3] Эта работа будет включать 4 т., 3 из которых уже опубликованы. Здесь в качестве примера я беру т. 1.

Интересно, что на богатых и влажных почвах многие виды имеют более вверх направленные (под более острым углом к стеблю) листья, чем на бедных и сухих (Barkman, 1979), поэтому с возрастанием качества местообитания вертикальное покрытие уменьшается, и может возникнуть ложное представление, что эти растения имеют свой оптимум на сухих бедных почвах. Совершенно очевидно, что при оценке покрытия необходимо вводить поправки на наклон листьев, который различен для каждого вида и может даже варьировать в пределах одного вида.

Жизненность и генеративность, наконец, теоретически превосходные критерии для определения оптимума вида, но количественная оценка этих параметров затруднена и, кроме того, они часто противоречат друг другу.

Верность может также выражаться в поведении видов. В качестве вьющейся травы *Solanum dulcamara* является верным видом союза Alnion glutinosae, но как прямостоячая трава — это характерный вид низких кустарниковых зарослей (ок. 30 см) *Rubus caesius* на вершинах внешних прибрежных дюн, т. е. это совершенно различные местообитания: затененные, влажные, защищенные от ветра, на торфе в ольшатниках и солнечные сухие, обдуваемые ветром, на минеральном песке в зарослях куманики. *Hedera helix* — верный вид Fago—Quercetum (порядок Quercetalia robori—petraeae), где он — нелазающее растение — образует ковер в лесу, но как укореняющаяся лиана он — верный вид порядка Fagetalis в лесах на более богатых почвах.

Разные формы роста вида могут быть приурочены не только к определенному синтаксону, но даже к определенным микроусловиям. Как наземное растение *Polypodium vulgare* характерен для Dicrano—Quercetum в Нидерландах, но в Blechno—Quercetum Западной Ирландии это эпифит на дубовых деревьях, часто растущий на 10-метровой высоте. Мох *Aulacomnium androgynum* типичен для гниющей древесины в Querco—Betuletum, но это наземное растение в Dicrano—Quercetum, где, между прочим, ряд эпифитов, таких как *Cetraria glauca, Hypogymnia physodes* и *Pseudevernia furfuracea* также растут на почве. Таким образом, один вид может быть верным двум различным синтаксонам в одном и том же районе. Такое сужение концепции верности может способствовать более сильному разграничению типов растительных сообществ. Иными словами, фактически мы основываем верность не на таксонах, а на комбинации «таксон—форма роста—микроусловия». Назовем эту комбинацию так: элементарная ценологическая единица (elementary coenological unit — ECU).

Выводы и заключение

1. Концепция верности — краеугольный камень системы Браун-Бланке.
2. Она может применяться ко всем иерархическим рангам этой системы от субассоциации (или вариантов) до классов.
3. Верность может относиться к видам, а также к надвидовым и подвидовым таксонам. Она может также относиться к комбинации «таксон—форма роста—микроусловия», так называемой элементарной ценологической единице (ECU).
4. Существуют степени верности, и они могут относиться как к характерным, так и к дифференцирующим таксонам.[4]
5. Дифференцирующие таксоны могут быть разделены на положительные и отрицательные и могут быть классифицированы соответственно уровню

---

[4] Всюду, где говорится о таксонах, здесь подразумеваются и ECU.

синтаксона, который они характеризуют, также и уровню синтаксона, в пределах которого они являются дифференцирующими.

6. Валидность характерных и дифференцирующих таксонов ограничена как во времени, так и в пространстве.

7. Необходимо различать биологический оптимум и диагностическую ценность вида.

8. Необходимо также различать степень и статистическую значимость верности.

9. Степени верности, предложенные Szafer и Pawłowski (1927), могут быть подвергнуты критике, так как: а) теоретически существует столько же степеней отрицательных связей (неверность) между таксоном и синтаксоном, сколько и положительных (верность); б) степени верности должны базироваться на отношениях между присутствием (константностью), выраженным в процентах, а не на различиях между классами присутствия; то же относится и к процентному выражению обилия—покрытия.

10. Константность, покрытие, жизненность и генеративность — важные параметры, привлекаемые для установления верности, но их варьирование часто независимо друг от друга или даже находится в противоречии.

11. Каждый из этих параметров имеет свои сильные и слабые стороны. Присутствие важно, но отсутствие может быть обусловлено как несоответствием синтаксону (местообитанию), так и отсутствием возможностей попадания таксона и историческими причинами, включая принцип первичности. Присутствие видов с обилием *r* и пониженной жизненностью — более убедительное доказательство несоответствия местообитанию, чем полное отсутствие.

12. Обилие — хороший критерий верности, особенно, в нижних градациях, но его трудно оценивать, когда особи растений трудно различимы (кочки, шпалеры, многоглавые луковицы).

13. Степень покрытия — легко измеряемый и важный параметр, особенно, в его высших градациях, но это плохая мера для оценки биомассы (которая биологически представляется более важным критерием).

14. Характерными могут быть не только таксоны как таковые, но и определенная жизненная форма или форма роста (например, лазающие и не лазающие растения) или их экологическая приуроченность в пределах фитоценоза (наземные или эпифитные, эпиксильные или эпилитные).

15. Для каждой комбинации таксон—форма роста—микроусловия, названной элементарной ценологической единицей (ECU), предлагается 5-балльная шкала для определения верности каждому синтаксону в каждом биоклиматическом гомогенном районе. Поскольку абсолютная верность не существует или крайне редка, различаются только 2 степени верности (1 и 2), 2 степени неверности и, кроме того, индифферентный таксон (верность равна 0):

2-я степень верности — селективные верные таксоны (или ECU)
1-я степень верности — преферентные ECU
0-я степень верности — индифферентные ECU
—1-я степень верности — случайные ECU
—2-я степень верности — чуждые ECU

16. Эти степени основываются на модифицированных показателях покрытия (*TC′*). Чтобы придать больший вес присутствию вида и не преувеличить вес покрытия, логарифмическая трансформация, предложенная Westhoff u Van der Maarel (1973), применяется к шкале обилия—покрытия Barkman et al. (1964): символы *r—5* трансформируются в 1—9. $TC_{x,y}$ — средняя преобразованная величина обилия—покрытия на одно описание вида *x* в таблице (синтаксоне) *y*. Модифицированная величина $TC_{x,y}$, изображаемая здесь как $TC'_{x,y}$, отличается от $TC_{x,y}$ исключением из расчетов встречаемости видов с пониженной жизненностью. Так, если вид *x* встречается в *5* из 8 описаний синтаксона *y* соответственно с оценками: «—», $+^0$, 1^0, «+», *2a*, «—», его $TC'_{x,y}$ равно 1+2+5/8=1.0. $TC'_{x,z}$ — это преобразованная величина по-

крытия вида x в синтаксоне z, который является синтаксоном того же ранга, что и y с ближайшим значением TC' для вида x. Отношение $TC'_{x,y}/TC'_{x,z}$ обозначается здесь как $TC'R$. Но вначале необходимо установить, являются ли различия между $TC'_{x,y}$ и $TC'_{x,z}$ значимыми при $p<1$ %. Они могут быть незначимыми либо из-за того, что слишком малы или потому, что слишком мало число описаний y и z. Если будет сделано больше описаний, то различия могут стать значимыми, а могут и не стать. На данный момент мы рассматриваем такие таксоны как индифферентные (верность равна 0). Если различия значимы, величины $TC'R$, равные 5, 2, 0.5 и 0.2, используются для разделения классов верности. Отсюда степени верности будут следующими:

2 — $TC'R>5$
1 — $2<TC'R<5$
0 — $0.5<TC'R<2$ или различие $TC'_{x,y}/TC'_{x,z}$ не значимо
—1 — $0.2<TC'R<0.5$
—2 — $TC'R<0.2$

Таким путем мы упростили шкалу Szafer—Pawłowski, однако приняли во внимание как степени присутствия, так и обилия, покрытия и жизненности и представили равное число классов неверности. Пределы $TC'R$ были выбраны таким образом, чтобы приблизиться к общему представлению о селективных и преферентных таксонах. Из практических соображений таким образом получены 5 более или менее равных классов встречаемости.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Barkman J. J. Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes // Assen. Van Gorcum. 1958. 628 p. — *Barkman J. J.* The investigation of vegetation texture and structure / Ed. Werger M. J. A. // The study of vegetation. Junk. The Hague; Boston; London, 1979. P. 125—160. — *Barkman J. J., Doing H., Leeuwen C. G. van, Westhoff U.* Some remarks on terminology in vegetation science (in Dutch) // Corr. Bl. Rijksherbarium. 1958. N 8. P. 87—93. — *Barkman J. J., Doing H., Segal S.* Kritische Bemerkungen und Vorschlage zur quantitativen Vegetations-analyse // Acta Bot. Neerl. 1964. N 13. S. 394—419. — *Becking R. W.* Site indicators and forest types of the Douglas fir region of western Washington and Oregon // Univ. Wash. Ph. D. thesis, 1954. 159 p. — *Becking R. W.* The Zürich—Montpellier school of phytosociology // Bot. Rev. 1957. N 23. P. 411—488. — *Becking R. W.* Mathematical analysis of plant communities // Qualitative evaluation of phytosociological data. Rec. Adv. Bot. Univ. of Toronto Press, 1961. P. 1346—1350. — *Braun-Blanquet J.* Pflanzensociologie. 1st ed. Berlin, 1928. 330 p. — *Braun-Blanquet J.* Plant sociology. New York, 1932. 439 p. — *Braun-Blanquet J.* Pflanzensociologie. 2nd. ed. Wien: Springer, 1951. 631 S. — *Braun-Blanquet J.* Pflanzensociologie. 3rd ed. Wien; New York: Springer, 1964. 865 S. — *Braun-Blanquet J., Furrer E.* Remarques sur l'etude des groupements de plantes // Bull. Soc. Languedoc. Géorg. 1913. N 36. P. 20—41. — *Braun-Blanquet J., Roussine N., Negre R.* Les Groupements Végétaux de la France Mediterranéenne // C.N.R.S. Service de la Carte des Groupements Végétaux. 1951. 297 p. — *Doing Kraft H.* The recent views concerning the association concept and the taxonomy of plant communities following the Braun-Blanquet method (in Dutch) // Vakbl. Biol. 1956. N 36 (11). P. 222—234. — *Guinochet M.* Logique et dynamique du peuplement végétal. Paris: Coll. Ecol. Sci., 1955. 143 p. — *Koch W.* Die Vegetationseinheiten der Linthebene unter Berücksichtigung der Verhältnisse in der N. O. Schweiz // Jb. St. Gall. Naturw. Ges. 1925. N 61 (2). S. 1—146. — *Landolt E.* The importance of closely related taxa for the delimitation of phytosociological units // Vegetatio. 1977. Vol. 34, N 3. P. 179—189. — *Massart J.* Esquisse de la géographie botanique de la Belgique. Bruxelles, 1910. 332 p. — *Meijer Dress E.* Capita selecta from modern plant sociology and a design for rules of phytosociological nomenclature (in Dutch) // Rapp. Bosb. proefst. Bogor. 1951. N 51. P. 1—218. — *Oberdorfer E.* Suddeutsche Pflanzengesellschaften. Jena, 1977. T. 1. 311 S. — *Rybničkova E.* Die Entwicklung der Vegetation und Flora im südlichen Teil der Böhmisch—Mährischen Höhe wärend des Spätglazials und Holozäns // Vegetace ČSSR. R. A. Praha. 1974. N 7. 163 p. — *Schwickerath M.* Ausgleich- und Richtungsprinzip als Grundlage der Pflanzengesellschaftslehre // Repert. spec. nov. regni veg. Beih. 1940. N 121. S. 53—67. — *Schwickerath M.* Bedeutung und Gliederung des Differentialartenbegriffs in der Pflanzengesellschaftslehre. Beih. Bot. Zentrabl. 1942. N 61B. S. 351—383. — *Szafer W., Pawlowski B.* Die Pflanzenassoziationen des Tatra-Gebirges

A. Bemerkungen über die angewandte Arbeitsmethodik // Bull. int. Acad. Pol. sci. et lettr. Cl. sci. math. nat. Ser. B. 1926 (1927). Suppl. 2. S. 1—12. — *Tüxen R.* Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschlands // Mitt. florist. soziol. Arbeitsgem. Niedersachen. Hannover. 1937. N 3. S. 1—170. — *Vareschi V.* Die Geholztypen des obersten Isartales. Innsbruck, Wagner, S-Abdr aus: Ber des Naturwissenschaftlich-medizinischen Vereines in Innsbruck. 1931. Jg. 42. S. 79—184. — *Westhoff V., Maarel E. van der.* The Braun-Blanquet approach // Ordination and classification of communities. Handbook of vegatation science. Part V. 1973. P. 617—726. — *Westhoff V., Passchier H.* Distribution and ecology of Scheuchzeria palustris in the Netherlands, in particular the Besthmerven near Ommen (in Dutch) // De Lev. Natuur. 1958. N 61. P. 59—67. — *Zoller H.* Die Typen der *Bromus erectus* — Wiessen des Schweizer Juras. Ihre Abhängigkeit von den Standortsbedingungen und wirtschaftlichen Einflüssen und ihre Beziehungen zur ursprünglichen Vegetation // Beitr. geobot. Landesaufn. Schweiz. 1954. N 33. S. 1—309.

Биологическая станция Вайстер
Нидерланды

Получено 15 I 1990

SUMMARY

Fidelity is the most fundamental notion of the Braun-Blanquet school of phytocoenology. It can be applied to all non-phenotypic taxa and to all syntaxa irrespective of their rank. This holds good both for faithful and for differential taxa. In the latter case the range of syntaxa within which the taxon is differential, should also be indicated.

Not only taxa, but also their growth-form and microhabitat or synusia may be characteristic for a given syntaxon. A new concept: «elementary coenological unit» (ECU) is therefore introduced for a taxon—growth-form—microhabitat combination. Fidelity of ECU's (taxa) is restricted both in space and in time. Various cases as well as the causes of this limitation are discussed.

Fidelity is a quantitative concept. The well-known scale of fidelity degrees by Szafer and Pawłowski is criticized and a new scale is proposed. It is also quinquepartite, but has only two degrees of fidelity, two degrees of infidelity and a class of indifferent species.

The criteria for fidelity are discussed: abundance/cover degree, vitality, fertility and constancy (presence degree). It is demonstrated that these parameters by no means show parallel variation. Their biological significance is discussed. It is proposed to ignore the occurrence of species with reduced vitality and to base fidelity degrees on the ratio between the modified total cover value TC′ (scale Barkman, Doing & Segal, transformation values by Van der Maarel) in a given syntaxon and in the syntaxon with the most similar TC′ value. The threshold values of this ratio are proposed as 5, 2, 0.5 and 0.2.

УДК 561.46(116.3)(571.5)
© 1991 г.

В. А. Самылина, С. В. Щепетов

ГИНКГОВЫЕ И ЧЕКАНОВСКИЕВЫЕ ИЗ ВЕРХНЕМЕЛОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ ЕЛИСЕЕВСКОГО ОБНАЖЕНИЯ НА Р. ГРЕБЕНКЕ (ПРАВОБЕРЕЖЬЕ Р. АНАДЫРЬ)

V. A. SAMYLINA, S. V. SHCZEPETOV. THE REPRESENTATIVES OF *GINKGOOPSIDA* AND *CZEKANOWSKIOPSIDA* FROM THE UPPER CRETACEOUS DEPOSITS OF THE ELISEYEVSKOE OUTCROP ON THE GREBYONKA RIVER (THE RIGHT-BANK OF THE ANADYR RIVER)

В составе тафофлоры из верхнемеловых отложений (сеноман, возможно, начало турона) р. Гребенки встречены следующие представители гинкговых и чекановскиевых: *Ginkgo* ex gr. *adiantoides* (Ung.) Heer, *G.* ex gr. *lepida* Heer, *Sphenobaiera vera* Samyl. et Shczep. sp. nov., ? *Pseudotorellia* sp., *Phoenicopsis* ex gr. *angustifolia* Heer. Для этой флоры все они, наряду с цикадофитами, кейтониевыми и некоторыми папоротниками, являются реликтами. Новый вид рода *Sphenobaiera* описан с учетом не только морфологических, но и эпидермальных признаков.

Гинкговые и чекановскиевые были наиболее разнообразны и широко распространены в юре и раннем мелу в Сибирской палеофлористической области. При смене типа флоры на границе раннего и позднего мела количественное участие и систематическое разнообразие этих групп резко сокращаются. На Северо-Востоке Азии границу мезофита и кайнофита переживают 4 рода гинкговых — *Ginkgo*, *Sphenobaiera*, *Pseudotorellia* и *Desmophyllum*. Последние 2 рода относятся к гинкговым со значительной долей условности. *Pseudotorellia* известна только из аркагалинской стратофлоры (сеноман), ее определение основано на данных кутикулярного анализа. Самые поздние находки листьев *Sphenobaiera* встречены в составе гребенкинской стратофлоры (сеноман—ранний турон), *Desmiophyllum* — в составе валижгенской стратофлоры (поздний турон—коньяк) (Герман, 1984; Самылина, 1986; Лебедев, 1987). После вымирания этих родов из гинкговых на Северо-Востоке Азии остался лишь род *Ginkgo*, который просуществовал здесь по крайней мере до конца эоцена (Самылина, Челебаева, 1986).

Позднемеловые чекановскиевые на Северо-Востоке Азии представлены листовыми остатками *Czekanowskia* и *Phoenicopsis* и женскими стробилами *Leptostrobus*. Из них *Czekanowskia* и *Leptostrobus* найдены только в составе аркагалинской стратофлоры (сеноман) (Самылина, 1988). *Phoenicopsis*, по данным Е. Л. Лебедева (Лебедев, 1979; Филатова, Лебедев, 1982), дожил до кампанского века, но лишь в пределах горной гряды Охотско-Чукотского вулканического пояса (ОЧВП). В отложениях прибрежной низменности, располагавшейся в позднем мелу между ОЧВП и Тихим океаном, чекановскиевые до последнего времени не были известны.

Летом 1988 г. одним из авторов данной статьи, С. В. Щепетовым, совместно с А. Б. Германом проведены послойные сборы растительных остатков в отложениях кривореченской свиты на правобережье р. Анадырь, которые позволяют уточнить таксономический состав и распространение позднемеловых гинкговых и чекановскиевых на Северо-Востоке Азии. Терригенные, преимущественно грубообломочные отложения кривореченской свиты прослеживаются на десятки километров вдоль северо-западного борта Пенжинского прогиба, примыкающего с юго-востока к структурам ОЧВП. Захоронения растений известны из более

20 местонахождений свиты, расположенных как на право-, так и на левобережье р. Анадырь (Филиппова, 1979; Девятилова и др., 1980).

Типовой для кривореченской свиты принято считать тафофлору, происходящую из обнажения на р. Гребенке в 4 км ниже устья р. Малая Гребенка (правобережье р. Анадырь). Это обнажение обычно называют Елисеевским в честь геолога Б. Н. Елисеева, впервые детально описавшего его в 1938 г. Заметим при этом, что оно не является стратотипом кривореченской свиты. Последний находится на левобережье р. Анадырь (на р. Кривая) и не имеет сколько-нибудь полной палеоботанической характеристики. Елисеевское обнажение представляет собой цепочку прирусловых обрывов выс. до 40 м, общей протяженностью 800—900 м. Отложения кривореченской свиты, вскрытые здесь на мощность 105—115 м, представляют собой чередование слоев конгломератов, гравелитов, крупнозернистых песчаников с многочисленными маломощными прослоями мелкозернистых песчаников и алевролитов, заключающих растительные остатки. Сборы ископаемых растений здесь производились неоднократно и геологами, и палеоботаниками. Коллекции ископаемых растений определялись и описывались А. Н. Криштофовичем (1958), А. Ф. Ефимовой (Ефимова, Бычков, 1961), Г. Г. Филипповой (1978, 1979, 1982, 1984), Е. Л. Лебедевым (1983).

Проведенный во время полевых работ 1988 г. Щепетовым и Германом анализ распределения ископаемых растений в пределах Елисеевского обнажения не выявил существенных различий в систематическом составе флористических комплексов из отдельных слоев, что дает основание рассматривать их совокупность как единую тафофлору, соответствующую одному этапу развития флоры прибрежной низменности начала позднего мела. До последнего времени в составе тафофлоры из Елисеевского обнажения было известно ок. 40 видов растений (Филиппова, 1979). В 1988 г. удалось не только повторить практически все находки предыдущих исследователей, но и существенно расширить список елисеевской тафофлоры (Щепетов, Герман, 1990). По количеству видов в ней преобладают покрытосеменные (34 %), хвойные (25 %) и папоротники (23 %), остальные группы растений представлены 1—4 видами. К последним принадлежат гинкговые и чекановскиевые.

К чекановскиевым мы относим 2 пучка небольших линейных листьев, сидевших на брахибласте (табл. I, *1*). На листьях различимы 4—5 параллельных жилок. Морфологические особенности этих растительных остатков однозначно указывают на их принадлежность к роду *Phoenicopsis*. Как показали исследования последних десятилетий, из-за невыразительности морфологических признаков листьев этого рода их уверенное видовое определение возможно лишь на основе признаков эпидермального строения. Листья феникопсисов из Елисеевского обнажения сохранились только в виде отпечатков, так что могут быть определены лишь как *Ph.* ex gr. *angustifolia* Heer. Надо, однако, отметить, что от большинства известных нам меловых феникопсисов они отличаются мелкими размерами. До сих пор чекановскиевые в составе елисеевской тафофлоры не фиксировались. Судя по тому, что два небольших пучка листьев феникопсисов встречены лишь в одном местонахождении среди множества других растений, представители этого рода в гребенкинское время играли во флоре весьма скромную роль. Заметим, что это первая находка представителя чекановскиевых в заведомо верхнемеловых отложениях к юго-востоку от ОЧВП.

Из гинкговых в Елисеевском обнажении наиболее часты отпечатки листьев гинкго, а также встречаются листья *Sphenobaiera* и, возможно, *Pseudotorellia*. К последнему роду отнесены 2 неполных линейных узких листа небольших размеров. Среди гинкго довольно многочисленны листья с цельной или почти цельной листовой пластинкой типа *Ginkgo adiantoides*. С одного из отпечатков цельного листа из местонахождения 35 удалось снять небольшой кусочек фитолеймы и приготовить кутикулярный препарат. Оказалось, что по строению эпидермы этот лист не имеет тождества ни с одним из известных к настоящему времени видов этого рода. Наибольшее сходство имеется с листьями *G. pilifera* Samyl., часто встречающимися на Северо-Востоке Азии в нижней половине верхнемеловых отложений. Скорее всего елисеевские гинкго с цельной листовой пластинкой принадлежат самостоятельному виду; их изучение будет продолжено. Во флористических комплексах Елисеевского обнажения попадаются также листья гинкго с сильно рассеченной пластинкой типа юрских *G. lepida* Heer, однако гораздо реже, чем цельнолистные.

Наиболее интересны из гинкговых елисеевские сфенобайеры. Двулопастные листья этого рода уже описывались в составе данной флоры как *Sphenobaiera biloba* Pryn. (Филиппова, 1979). Наряду с ними Г. Г. Филиппова описала довольно крупные цельные линейно-лопатчатые листья с клиновидным основанием как *Desmophyllum* sp. Щепетов и Герман при сборах ископаемых растений в 1988 г. нашли два отпечатка таких листьев вместе с фитолеймой. Приготовленные из фитолейм препараты кутикулярных пленок листьев позволили изучить эпидермальное строение последних. Оно свидетельствует о принадлежности этих листьев также к роду *Sphenobaiera*. Сфенобайеры найдены в 3 местонахождениях Елисеевского обнажения — 22, 35 и 42; в 2 первых местонахождениях собраны вместе и двулопастные, и цельные листья, в местонахождении 42 — один двулопастной лист. Мы считаем, что все эти листья принадлежат одному виду. Ниже он описан как новый вид *Sphenobaiera vera*.

Таким образом, в составе елисеевской тафофлоры мы различаем следующих представителей гинкговых и чекановскиевых: *Ginkgo* ex gr. *adiantoides* (Ung.) Heer, G. ex gr. *lepida* Heer, *Sphenobaiera vera* Samyl. et Shczep. sp. nov., ? *Pseudotorellia* sp. Все они для этой флоры являются реликтовыми элементами наряду с цикадофитами, кейтониевыми (*Sagenopteris*) и некоторыми папоротниками. Интересно отметить, что в захоронениях остатки реликтовых растений встречаются не изолированно, а вместе с представителями доминирующих групп растений — цветковыми и хвойными. Приведем для примера списки флористических комплексов из 2 местонахождений — 35, откуда происходит голотип нового вида рода *Sphenobaiera*, и 22. В местонахождении 35 встречены:

Sagenopteris variabilis (Velen.) Velen.
Nilssonia serotina Heer
Nilssonia sp.
Ginkgo ex gr. *adiantoides* (Ung.) Heer
Sphenobaiera vera sp. nov.
Phoenicopsis ex gr. *angustifolia* Heer
Taxites ex gr. *intermedius* (Hollick) Samyl.
Sequoia sp. (шишка)
Magnoliaephyllum aff. *alternans* (Heer) Sew.
Menispermites ex gr. *septentrionalis* Hollick
Platanus sp. (sp. nov.)
Schefflleraephyllum venustum (Philipp.) Philipp.
Cissites sp. I (sp. nov.?)
Dalembia vachrameevii E. Lebed. et Herman
Grebenkia ex gr. *anadyrensis* (Krysht.) E. Lebed.
Dicotylophyllum sp. cf. *Palaeonuphar nordenskioldii* (Heer) Bell.

Список растений из местонахождения 22 более обширен за счет папоротников:

Gleichenites zippei (Corda) Sew.
Gleichenites sp.
Birisia aff. *ochotica* Samyl.
Asplenium dicksonianum Heer
Hausmannia bipartita Samyl. et Shczep.
Cladophlebis sp. 2
Cladophlebis sp. 3
Sagenopteris sp.
Nilssonia serotina Heer
Ginkgo ex gr. *adiantoides* (Ung.) Heer
Sphenobaiera vera sp. nov.
Pseudotorellia (?) sp.
Taxites ex gr. *intermedius* (Hollick) Samyl.
Araucarites anadyrensis Krysht.
Sequoia sp. (шишка)
Elatocladus smittiana (Heer) Sew.
Magnoliaephyllum aff. *alternans* (Heer) Sew.
Menispermites marcovoensis Philipp.
M. ex gr. *septentrionalis* Hollick
Trochodendroides ex gr. *arctica* (Heer) Berry
Piperites (?) sp.
Leguminosites acuminata Philipp.
Schefflleraephyllum venustum (Philipp.) Philipp.
Ziziphus sp.
Cissites sp.
Dalembia vachrameevii E. Lebed. et Herman
Grebenkia ex gr. *anadyrensis* (Krysht.) E. Lebed.
Dicotylophyllum sp. cf. *Palaeonuphar nordenskioldii* (Heer) Bell.

Возраст елисеевской тафофлоры по последним данным (Щепетов, Герман, 1990) определяется как сеноман, возможно, начало турона.

Фотографии к статье изготовлены Г. И. Петровой, микрографии на сканирующем электронном микроскопе (СЭМ) JSM-35 сделаны в БИН АН СССР Н. В. Ченцовой.

Класс *Ginkgoopsida*

Род *Sphenobaiera* Florin, 1936

Sphenobaiera vera Samyl. et Shczep. sp. nov.

(табл. I, *2—9*; табл. II, *1—6*; см. рисунок)

Sphenobaiera biloba auct. non Pryn., Филиппова, 1979 : 113, табл. XXII, фиг. 6, 7. — *Desmiophyllum* sp., цит. соч. : 112, табл. XXII, фиг. 12; табл. XXIII, фиг. 9.

Диагноз. Листья крупные, с клиновидным основанием, постепенно переходящим в короткий черешок, цельные или двулопастные, до 20 см дл.; цельные листья линейно-лопатчатые или линейно-ланцетные, 17—27 мм шир.; со срезанной или выемчатой верхушкой; двулопастные листья рассечены почти до основания, их лопасти такой же формы, что и пластинки цельных листьев, до 14 мм шир.; жилки частые, параллельнокрайные, дихотомируют преимущественно в основании листа; на 5 мм ширины листа (или лопасти) приходится 7—9 жилок.

Листья амфистоматные. Нижняя эпидерма состоит из чередующихся устьичных и безустьичных полос. На ширину полосы приходится 2—3 устьица. Устьица погруженные, ориентированы по длине листа, очень редко — чуть косо, окружены 5—8 (чаще 6) побочными клетками, 2 из которых обычно полярные. Побочные клетки по степени кутинизации не отличаются от основных клеток эпидермы. Каждая из побочных клеток несет по небольшой проксимальной папилле, которые, однако, не прикрывают целиком вход в устьичную ямку, оставляя замыкающие клетки частично экспонированными.

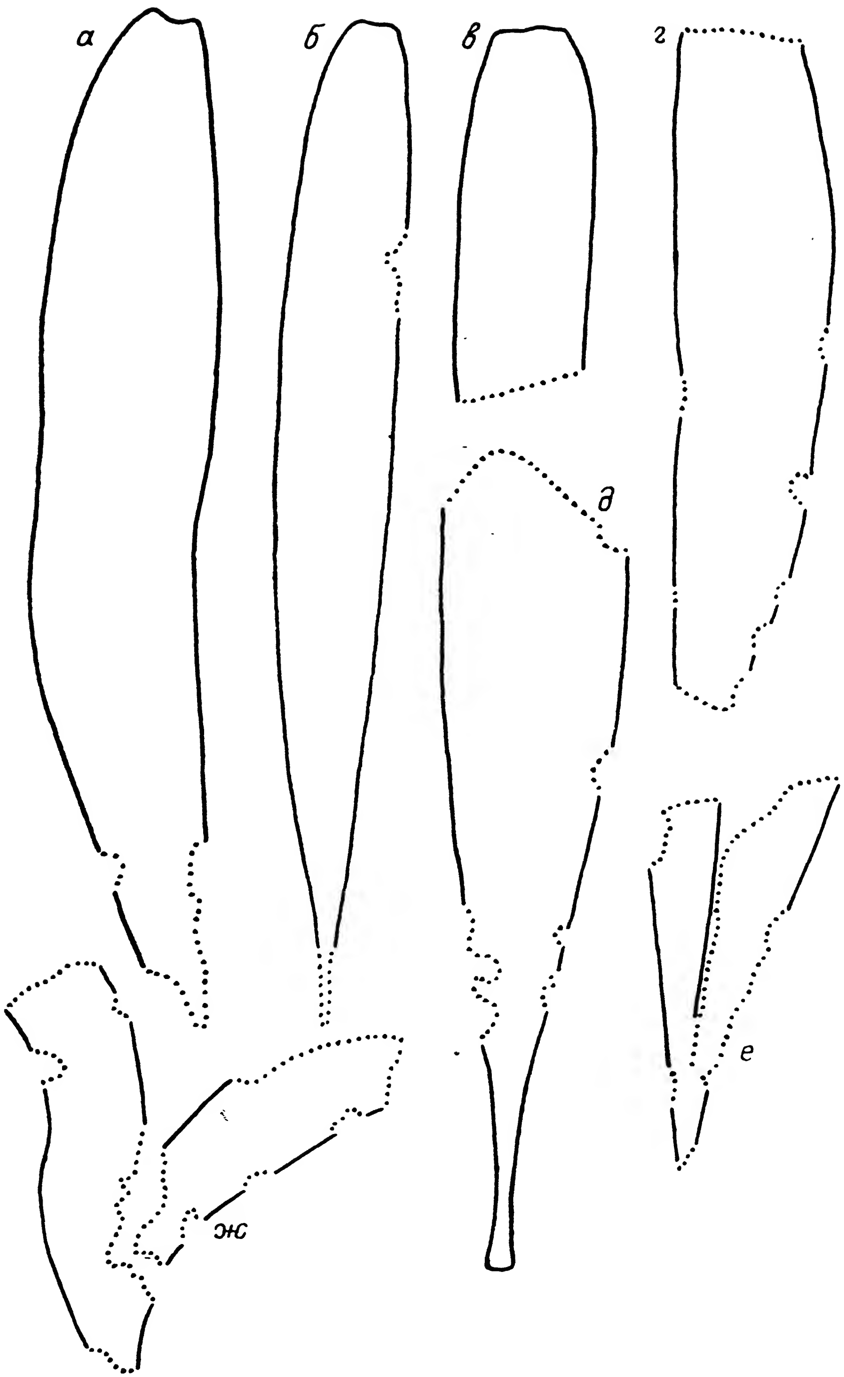
Основные клетки эпидермы в устьичных полосах преимущественно короткие, часто изодиаметрические, обычно 4-угольные, располагаются рядами. Встречаются и сплюснутые клетки, единичные или образующие короткие цепочки из 3—10 клеток. Межустьичные полосы состоят преимущественно из удлиненных клеток (их широких форм).

Верхняя эпидерма сложена клетками, аналогичными таковым устьичных полос нижней эпидермы, т. е. жилки в строении верхней эпидермы четко не выявляются. Устьица единичные, довольно редкие.

Стенки основных клеток эпидермы ровные (т. е. не извилистые). Почти все основные клетки эпидермы имеют небольшую срединную папиллу.

Голотип. СВКНИИ ДВО АН СССР (Магадан), колл. ПФ-1, обр. 616-1. Правобережье р. Анадырь, р. Гребенка, Елисеевское обнажение, кривореченская свита, поздний мел (сеноман, возможно, ранний турон).

Описание материала. В коллекции имеется более 10 отпечатков листьев. Наиболее полно сохранились отпечатки в двух местонахождениях Елисеевского обнажения на р. Гребенке — 22 и 35. В обоих местонахождениях встречены и цельные, и двулопастные листья. Цельные листья имеют жилкование, идентичное таковому двулопастных листьев. Встреченные в обрывках, цельные и двулопастные листья неотличимы друг от друга. Два отпечатка цельных листьев сохранились с фитолеймой, из которой удалось приготовить препараты кутикулы. Наиболее полный из этих экземпляров принят за голотип (табл. I, *2*). Он представляет собой нижнюю часть, очевидно, самого крупного из имеющихся в нашем распоряжении листьев. Его наибольшая шир. 2.5 см; судя по тому, что в сохранившейся на длину 11.5 см части лист еще не сужается, его полная длина составляла более 15 см. Основание листа клиновидное, постепенно переходящее в короткий толстый (2—3 мм) черешок. Черешок плотный, ребристо-штриховатый, проследить, сколько в нем проходило жилок, невозможно. Эпидерма листа типична для рода *Sphenobaiera*. Ее характеристика приведена в диагнозе. Специфичными для рода признаками являются топография эпидермы (расположение устьиц полосами) и размеры и форма их замыкающих клеток. Последние довольно крупные (50—57 — 28—35 мкм), с крыловидными кутикулярными утолщениями, имеющими плавно выпуклый контур. Как и у типового вида рода — *S. spectabilis* — на внешних стенках замыкающих клеток изнутри видны невысокие гребни, параллельные их внешнему краю. На



Sphenobaiera vera.

а, б — почти полные цельные листья, обр. 1/514-2, 1/540а-1; *в* — верхушка листа (лопасти?), обр. 1/635-2; *г, д* — неполные цельные листья, обр. 1/635-1, 1/616-1 (голотип); *е, ж* — неполные двулопастные листья, обр. 1/460, 1/648. Нат. вел.

некоторых участках внешних стенок замыкающих клеток изнутри видны остатки радиально расположенных микрофибрилл, что также характерно для этого рода.

Морфологическая вариабельность листьев видна на рисунке (*а*).

Сравнение. Двулопастные листья по морфологическим признакам однозначно соответствуют роду *Sphenobaiera* и были описаны Филипповой (1979) под названием *S. biloba* Pryn. Цельные листья описаны тем же автором как *Desmiophyllum* sp. Как было показано выше, эпидермальное строение цельных листьев указывает на их принадлежность также роду *Sphenobaiera*. Учитывая совместную встречаемость цельных и двулопастных листьев, идентичность их жилкования и сходство в морфологии лопастей двулопастных и пластинок цельных листьев, мы считаем, что обсуждаемые растительные остатки принадлежат одному виду рода *Sphenobaiera*. Возможность отнесения к этому роду однолопастных листьев допускали Т. М. Harris и W. Millington (1974).

Двулопастные листья *S. vera* действительно похожи на таковые *S. biloba* Pryn. из нижнего мела (буор-кемюсская свита) р. Зырянки (бассейн левого берега р. Колымы). Но у листьев *S. biloba* вырез, рассекающий листовую пластинку на две лопасти, обычно не столь глубокий, а сами лопасти имеют клиновидные очертания.

Местонахождения. См. голотип, местонахождение 22, 22А, обр. 1/460, 484-2, 514-2, 540а-1; местонахождение 35, обр. 1/616-1 (голотип), 635-1, 648; местонахождение 42, обр. 1/577.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Герман А. Б. О возрасте валижгенской свиты Камчатки и полуострова Елистратова по палеоботаническим данным // Сов. геол. 1984. № 11. С. 60—69. — *Девятилова А. Д., Невретдинов Э. Б., Филиппова Г. Г.* Стратиграфия верхнемеловых отложений бассейна среднего течения р. Анадырь // Геол. и геофиз. 1980. № 12. С. 62—70. — *Ефимова А. Ф., Бычков Ю. М.* Некоторые новые палеонтологические находки и стратиграфические открытия на территории Северо-Востока СССР // Материалы по геол. и полезн. ископаемым Сев.-Вост. СССР. Магадан, 1961. № 15. С. 72—82. — *Криштофович А. Н.* Меловая флора бассейна р. Анадырь // Тр. БИН АН СССР. Сер. 8. Палеоботаника. 1958. Вып. 3. С. 7—71. — *Лебедев Е. Л.* Палеоботаническое обоснование стратиграфии меловых вулканогенных образований Ульинского прогиба (Охотско-Чукотский вулканогенный пояс) // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1979. № 10. С. 25—39. — *Лебедев Е. Л.* Развитие меловых флор Северо-Восточной Азии и фитостратиграфия Охотско-Чукотского вулканогенного пояса // Автореф. дис. ... д-ра геол.-мин. наук. М., 1983. 46 с. — *Лебедев Е. Л.* Стратиграфия и возраст Охотско-Чукотского вулканогенного пояса // Тр. Геол. ин-та. 1987 Вып. 421. 175 с. — *Самылина В. А.* Корреляция континентальных меловых отложений Северо-Востока СССР // Сов. геол. 1986. № 6. С. 47—53. — *Самылина В. А.* Аркагалинская стратофлора Северо-Востока Азии. Л.: Наука, 1988. 131 с. — *Самылина В. А., Челебаева А. И.* Новые данные о третичных видах гинкго Восточной Азии // Палеонтол. журн. 1986. № 2. С. 97—102. — *Филатова Н. И., Лебедев Е. Л.* Сенонские отложения Охотско-Чукотского вулканогенного пояса // Изв. АН СССР. 1982. Сер. геол. № 10. С. 111—114. — *Филиппова Г. Г.* Новые меловые покрытосеменные из бассейна р. Анадырь // Палеонтол. журн. 1978. № 1. С. 138—144. — *Филиппова Г. Г.* Сеноманская флора реки Гребенки и ее значение для стратиграфии // Дальневосточная палеофлористика. Тр. Биол.-почв. ин-та ДВНЦ. 1979. Нов. сер., т. 53 (156). С. 91—115. — *Филиппова Г. Г.* Новые меловые покрытосеменные из бассейна р. Анадырь // Материалы по геол. и полезн. ископаемым Сев.-Вост. СССР. Магадан, 1982. № 26. С. 69—75. — *Филиппова Г. Г.* Меловые хвойные из бассейна среднего течения р. Анадырь // Стратиграфия и палеонтология палеозойских и мезозойских отложений Северо-Востока СССР. М.: Недра, 1984. С. 154—177. — *Щепетов С. В., Герман А. Б.* Новые данные о меловой флоре правобережья р. Анадырь // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1990. № 10. С. 16—24. — *Harris T. M., Millington W. Ginkgoales* // Harris T. M., Millington W., Miller J. The Yorkshire Jurassic flora. IV. *Ginkgoales* and *Czekanowskiales*. London, 1974. 150 p.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР
Ленинград

Получено 10 X 1990

SUMMARY

The following members of *Ginkgoopsida* and *Czekanowskiopsida* were identified in taphoflora composition from the Upper Cretaceous deposits (the Senomanian and, perhaps, the Lower Turon) of the Grebyonka river: *Ginkgo* ex gr. *adiantoides* (Ung.) Heer, G. ex gr. *lepida* Heer, *Sphenobaiera vera* Samyl. et Szepet. sp. nov., ?*Pseudotorellia* sp., *Phoenicopsis* ex gr. *angustifolia* Heer. All of them together with cycadophytes, caytonias and some ferns are the relicts for this flora. A new species of the genus *Sphenobaiera* has been described using not only its morphological but also epidermal characters.

УДК 582.572.4:576.312.34
© 1991 г.

Л. И. Свешникова

ХРОМОСОМНЫЙ ПОЛИМОРФИЗМ В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ *GALANTHUS NIVALIS* (*AMARYLLIDACEAE*)

L. I. SVESHNIKOVA. THE CHROMOSOME POLYMORPHISM IN NATURAL POPULATIONS OF *GALANTHUS NIVALIS* (*AMARYLLIDACEAE*)

Изложены результаты анализа кариотипов по 30 популяциям *Galanthus nivalis* из разных климатических и растительных зон европейской части СССР. У всех представителей *G. nivalis* диплоидное число хромосом 2n=24. В 18 из 30 популяций (60%) обнаружены растения с кариотипами, содержащими от 1 до 10 добавочных хромосом, анеуплоидные кариотипы и кариотипы с различными структурными перестройками. В оптимальных условиях в популяциях, как правило, встречаются растения с 2n=24, и только у 4—8 % растений 2n=24+1—2 B. В условиях, отличных от оптимальных, до 40 % растений в популяции имеют кариотипы с 2n=24+1—10 B. Обнаружена прямая зависимость числа добавочных хромосом в популяции и частоты встречаемости их с частотой встречаемости структурных перестроек и анеуплоидии.

Подснежник белоснежный *Galanthus nivalis* L. занимает обширный ареал от 53° до 30° с. ш. и от Пиренеев до Приднепровья. На Украине этот вид распространен неравномерно: обильно отмечен в Карпатах и Прикарпатской возвышенности, рассеянно встречается в лесостепных районах. Согласно последним данным, ареал вида на Украине под действием антропогенных факторов значительно сокращается, особенно на северо-восточном его пределе (Мельник, 1987).

G. nivalis является геофитом-эфемероидом, он произрастает в различных растительных поясах: на низменностях, в широколиственных лесах горного пояса, на полонинах. Различия экологических условий в разных горных поясах обусловливают экологическую дифференциацию вида, которая может приводить к морфолого-систематической дифференциации, что характерно и для других ранневесенних луковичных растений (Артюшенко, Харкевич, 1956).

Внутривидовые различия по морфологическим признакам у данного вида неоднократно отмечались разными исследователями (Кемулярия-Натадзе, 1947; Артюшенко, Харкевич, 1956; Stern, 1956; Захариади, 1958; Фодор, 1974; Свешникова, Фодор, 1983; Мельник, 1987, и др.). Так, подвид *G. nivalis* L. subsp. *angustifolius* Artjush. отличается малыми размерами всех частей растения, причем эти особенности сохраняются при длительном культивировании (Артюшенко, 1970). Напротив, мощные растения *G. nivalis* с крупными цветками отмечены в некоторых популяциях Закарпатья на высоте 800—1500 м над ур. м., например, на полонине Менчул-Квасовской и на Анталовецкой поляне (Фодор, 1974), в некоторых популяциях бассейнов рек Уж и Латорица. Из местообитания на Анталовецкой поляне была описана разновидность *G. nivalis* L. var. *carpaticus* Fodor (Фодор, 1974; Свешникова, Фодор, 1983).

Имеются данные о том, что в равнинной части Украины размеры вегетативных органов *G. nivalis* постепенно уменьшаются в направлении от южного к северо-восточному пределу ареала вида (Мельник, 1987).

Вопросам морфологической и кариотипической изменчивости в популяциях растений посвящено значительное количество отечественных и зарубежных исследований. В последние годы в СССР кариологически изучены популяции многих цветковых растений: *Narcissus angustifolius* (Вахтина, 1973; Кричфалуший, Свешникова, 1985); *Crepis pannonica* (Назарова, 1970, 1976, 1980, 1988); *Aconitum excelsum* (Малахова, 1979); *Polygonatum* (Абрамова, 1971, 1977, 1978); *Paris quadrifolia* (Козлова, 1979); *Trillium rhombifolium* (Гриф и др., 1977); *Crepis sibirica* (Цитлёнок, Недоспасова, 1982); *Crepis sibirica, Centaurea scabiosa* (Цитлёнок, Пулькина, 1987, 1989); *Festuca pratensis* (Цитлёнок, Вайшля, 1988); *Achyrophorus maculatus* (Красников, 1987); *Aconitum septentrionale* (Лавренко, Сердитов, 1988) и др.

Имеются исследования по цитогенетике популяций (Малахова, 1978, 1982), сводки-монографии по В-хромосомам (Müntzing, 1974; Мошкович, 1979; Jones, 1975; Jones, Rees, 1982, и др.). В этих работах рассматриваются вопросы кариотипического полиморфизма природных популяций растений, изменчивости по числу и морфологии В-хромосом, анеуплоидных и структурных изменений кариотипа, изменчивости по числу и размерам гетерохроматиновых сегментов хромосом, а также вопросы корреляции хромосомной изменчивости и морфологии растений, влияния хромосомной изменчивости на фертильность, связи изменчивости кариотипа с экологическими и фитоценотическими факторами.

Кариотипическая изменчивость в популяциях подснежника белоснежного изучена ранее на сравнительно небольшом по объему материале из УССР (Свешникова, 1971) и Болгарии (Popova, 1972). Внутривидовой кариотипический полиморфизм изучен нами только в одной популяции с Анталовецкой поляны в Закарпатье (Свешникова, Фодор, 1983). Выявлена связь с эдафическими факторами.

Большую работу по изучению морфологической и кариотипической изменчивости в популяциях *Galanthus reginae-olgae, G. elwesii, G. ikariae* из Греции провела G. Kamari (1981, 1982). Она выделила подвиды и формы внутри этих видов по морфологическим признакам, обнаружила В-хромосомы в разных популяциях, отметила изменчивость отдельных хромосом у *G. elwesii* по относительной длине и центромерному индексу, а также высокую вариабельность морфологических признаков у этого вида.

Цель настоящего исследования — обобщение многолетних данных по внутри- и межпопуляционному полиморфизму кариотипов в популяциях *G. nivalis* из УССР (25 популяций) и Болгарии (5 популяций).

Материал и методика

Для кариологического анализа материал был взят из равнинных, предгорных и горных частей ареала (табл. 1). При сборе материала особое внимание уделялось растениям из лесных фитоценозов и прилегающих к лесу луговых сообществ, где растения находятся в других условиях влажности, задернения, уплотнения почвы вследствие выпаса. Кроме того, в одной из популяций растения собраны на известняках, в другой — на подстилающих почву вулканических породах.

Исследованные популяции представлены в табл. 1. и под соответствующими номерами в скобках упоминаются в тексте.

Для исследования кариотипов отбирали метафазные пластинки из корневой меристемы растений. Измерения хромосом проводили на рисунках по десяти метафазным пластинкам с увеличением 2500^x. Обозначения применяли по принятой системе (Levan et al., 1964) с дополнениями Н. Д. Агаповой и В. Г. Грифа (1982).

Материал обработан и исследован по рутинной методике с окраской по Фёльгену; часть материала исследована по методу дифференциальной окраски по Гимза (Свешникова, Гриф, 1981).

По Фёльгену: колхицин 0.25 % — 5 ч, фиксатор Карнуа 3 : 1 от нескольких минут до 24 ч, холодный гидролиз в 50 %-ной соляной кислоте — 25 мин, окраска в реактиве Шиффа от 15 мин до 24 ч.

ТАБЛИЦА 1

Хромосомные числа и типы структурных перестроек кариотипа в 30 исследованных популяциях *Galanthus nivalis*

Номер популяции	Число хромосом	Тип перестройки, А — анеуплоидия	Место сбора материала, год, коллектор	Пояс растительности
1	24, 24 + 1B	I	Болгария, Виденский р-н, окр. с. Орсая, 1966, Артюшенко, ЛЕ	Предгорный
2	24, 24 + 1 — 2B	—	Болгария, Софийский р-н, окр. с. Боженица, 1966, Артюшенко, ЛЕ	»
3	24	—	Болгария, окр. с. Ропотамо, 1966, Артюшенко, ЛЕ	»
4	24	—	Болгария, Странджа, окр. с. Керово, 1966, Артюшенко, ЛЕ	»
5	24	—	Болгария, Бургасский округ, окр. с. Приморско, 1966, Артюшенко, ЛЕ	»
6	24, 24 + 1B	—	УССР, Винницкая обл., окр. г. Винницы, Пятничанский лес, 1976, Свешникова, Мордак	Равнинный
7	24, 24 + 1B	II	УССР, Винницкая обл., окр. с. Жмеринка, Татарский лес, 1976, Свешникова, Мордак	»
8	24	—	УССР, Закарпатская обл., окр. с. Невецкое, близ замка, 1976, Свешникова	Предгорный
9	24	—	УССР, Черновицкая обл., окр. г. Черновцы, долина Вала Кузмин, 1976, Свешникова	»
10	24	—	УССР, окр. г. Тернополя, 1978, Свешникова	Равнинный
11	24	—	УССР, Львовская обл., Золочевский р-н, окр. с. Стинка, Лысая гора, 1979, Свешникова	»
12	24, 24 + 1 — 4B	I, II, III, A	УССР, Закарпатская обл., Тячевский р-н, окр. с. Верхняя Уголька, 1981, Тасенкевич	Предгорный
13	24, 24 + 1 — 2B	I, III, A	УССР, Закарпатская обл., Валовецкий р-н, окр. пос. Нижние Ворота, 1985, Свешникова	»
14	24	—	УССР, Закарпатская обл., Валовецкий р-н, урочище Качурово, 1985, Свешникова	»
15	24	—	УССР, Закарпатская обл., Свалявский р-н, пойма р. Латорицы, 1985, Свешникова	»
16	24, 24 + 1B	I, II, III	УССР, Закарпатская обл., Боржавская полонина, 1100 м над ур. м., 1985, Свешникова	Горный
17	24, 24 + 1 — 2B	I, A	УССР, Ивано-Франковская обл., подножье горы Петрос, 1500 м над ур. м., 1985, Свешникова	»
18	24, 24 + 1 — 2B	I	УССР, Закарпатская обл., Квасовский р-н, г. Менчул-Квасовский, 1500 м над ур. м., 1985, Свешникова	»
19	24, 24 + 1 — 2B	I, II, III, A	УССР, Ивано-Франковская обл., Пожижевская полонина, 1500 м над ур. м., окр. стационара Львовского отделения Ин-та ботаники АН УССР, 1985, Свешникова	»
20*	24, 24 + 1 — 10B	I, II, III, IV, A	УССР, Закарпатская обл., Ужгородский р-н, гора Анталовецкая поляна, 1976, 1985, Фодор	»
21**	24	—	Кабардино-Балкарская АССР, окр. г. Нальчика, 1965, Артюшенко, ЛЕ	»
22	24, 24 + 1B	—	УССР, окр. г. Белая Церковь, 1965, Артюшенко, ЛЕ	Равнинный

Номер популяции	Число хромосом	Тип перестройки, А — анеуплоидия	Место сбора материала, год, коллектор	Пояс растительности
23	24	II	РСФСР, окр. г. Пятигорска, сев. склон горы Машук, 1985, Михеев	Горный
24	24	—	УССР, Черниговская обл., Старобасанское лесничество, 1989, Мельник	Равнинный
25	24, 24 + 1 — 4В	I	УССР, Киевская обл., Таращанский р-н, окр. с. Владимировка, 1989, Мельник	»
26	24, 24 + 1 — 2В	I	УССР, Ровенская обл., Костопольский р-н, окр. с. Моквин, 1989, Мельник	»
27	24, 24 + 1 — 7В	I	Ровенская обл., Костопольский р-н, Мащанское лесничество, 1989, Мельник	»
28	24, 24 + 1 — 2В	I, II	Ровенская обл., окр. ст. Здолбунов, 1989, Мельник	»
29	24, 24 + 1В	—	УССР, Винницкая обл., окр. г. Винницы, 1989, Свешникова	»
30	24, 24 + 1 — 4В	I, II, III, A	УССР, Винницкая обл., Тульчинский р-н, Кирнасовский лесхоз, 1989, Свешникова	»

* — исследована популяция *Galanthus nivalis* var. *carpatiens*

** — исследована популяция *G. nivalis* subsp. *angustifolius*

По методу Гимза: колхицин 0.25 % — 5 ч, фиксатор — ледяная уксусная кислота, промывка в 1 N HCl — три смены, горячий гидролиз в 1 N HCl при 60° С — 30 с, затем в горячей $Ba(OH)_2$ — 10 мин при 60° С, промывка в дистиллированной воде и высушивание на воздухе. Затем раствор 2×SSC при 60° С — 30—45 мин, промывка в дистиллированной воде — три смены по 10 мин и окраска в красителе Гимза в разведении 1 : 20 на буферном растворе с pH=6.8—7.0 от 20 до 60 мин.

Результаты и обсуждение

G. nivalis является диплоидом с 2n=24. Кариологическое исследование популяции с Анталовецкой поляны выявило несколько вариантов кариотипа внутри этой популяции по числу и морфологии добавочных хромосом и по структурным перестройкам кариотипа. Подобные варианты найдены нами и в других популяциях. Мы задались целью изучить частоту встречаемости этих вариантов в других популяциях, расположенных в различных регионах страны, и проанализировать причины этого явления. Схема и обозначения, принятые в работе Л. И. Свешниковой и С. С. Фодора (1983), здесь несколько изменены.

I. Нормальный или стандартный кариотип (рис. 1, *а*):

$$2n = 24 = 4M + 13\,SM + A^t + 6m.$$

М — большая метацентрическая хромосома, SM — субметацентрическая хромосома, А — акроцентрическая хромосома, t — спутник, m — малая метацентрическая хромосома.

Этот кариотип с гомо- или гетероморфной спутничной парой хромосом (рис. 1, *а*) преобладает во всех без исключения популяциях с частотой 60—100% (табл. 1). Только такой кариотип найден в популяциях из Закарпатской (8), Тернопольской (10), Львовской (11), Черновицкой (9), Черниговской (24)

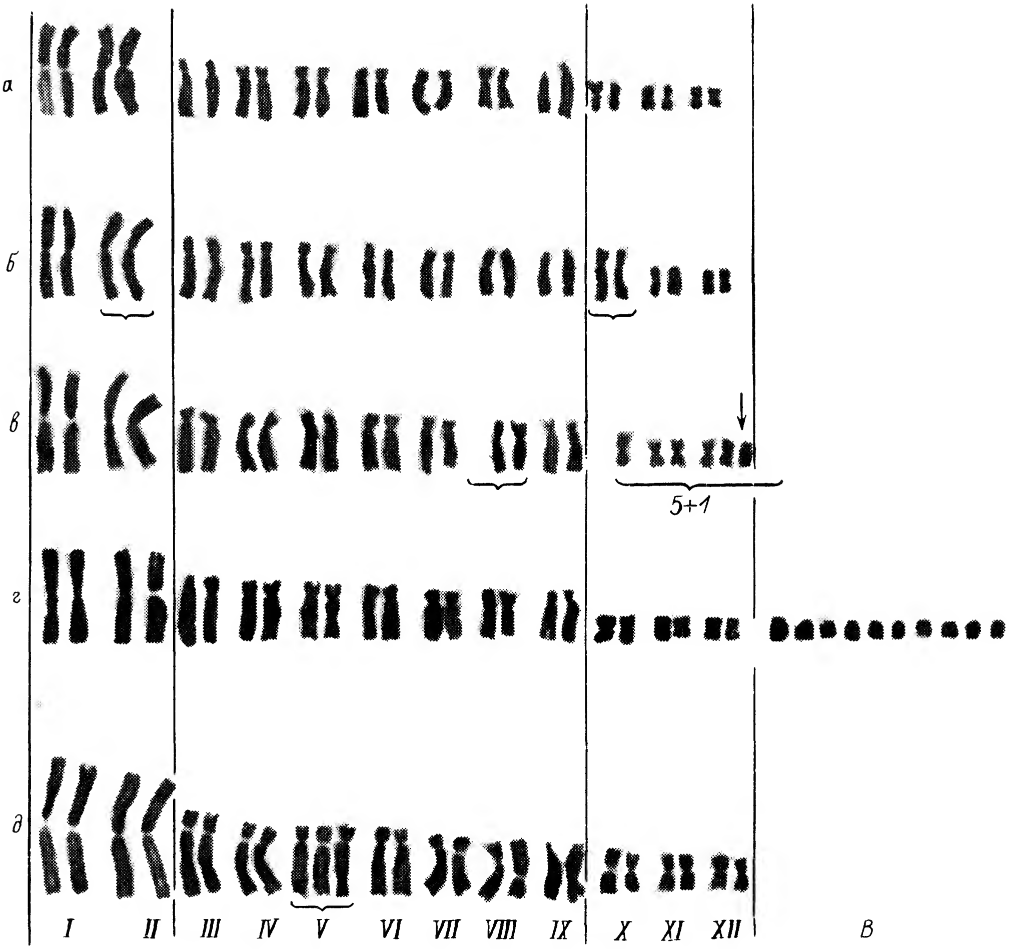


Рис. 1. Кариотипы *G. nivalis* из корневой меристемы.

а) со спутничной парой хромосом, гетероморфной по длине большого плеча, *б*) с транслокацией между хромосомами II и X пар, *в*) с анеуплоидией по VIII хромосоме и инверсией в XII хромосоме, *г*) с 10 добавочными хромосомами, *д*) с анеуплоидией по V хромосоме.

областей из равнинной части Украины, в Свалявском (14) и Валовецком (15) районах Закарпатской обл. в предгорном поясе, а также в ряде районов Болгарии (3, 4, 5).

II. Кариотип с добавочными хромосомами разной морфологии (рис. 1, *г*; 2, *б*; табл. 1):

2n = 24 + 1 — 10 B (B — добавочная хромосома).

Кариотип с добавочными хромосомами наряду с нормальным кариотипом обнаружен в 18 из 30 изученных популяций (60 %). В шести популяциях обнаружены кариотипы с 1—2 добавочными хромосомами у 4—8 % исследованных растений. Это популяции из окрестностей г. Винницы (6), пос. Жмеринки (7), г. Белая Церковь (22), из окр. пос. Нижние Ворота (13), а также из районов сел Орсая (1) и Боженица (2) в Болгарии. Интерес представляют 4 популяции из Закарпатской и Ивано-Франковской областей. Обнаружено, что на площадках близ леса или на месте сведенного леса, на задерненных злаками и вытоптанных скотом участках кариотип с одной—двумя B-хромосомами встречается с частотой до 20 % (17). То

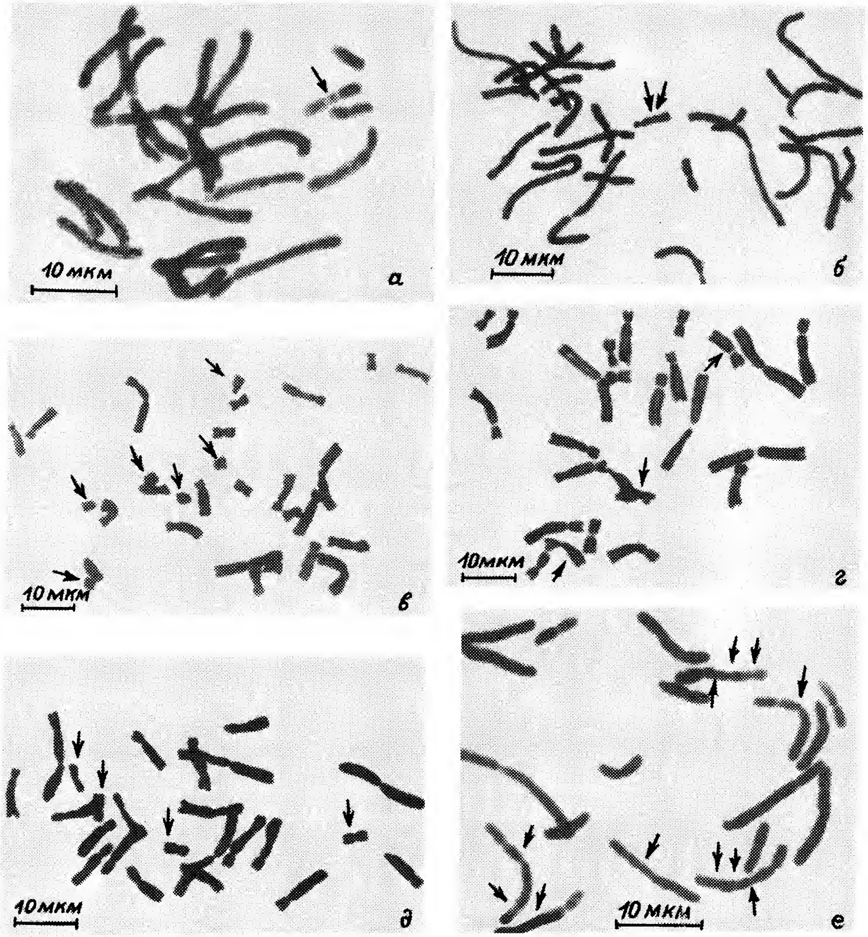


Рис. 2. Микрофотографии метафазных пластинок из популяций с Анталовецкой поляны (*а*—*д*) и Боржавской полонины (*е*).

а) с дицентрической хромосомой, *б*) с одной В-хромосомой стандартного типа, *в*) с шестью добавочными хромосомами разной морфологии, *г*) с анеуплоидией по VIII хромосоме, *д*) с 4 маленькими метацентрическими хромосомами вместо 6 в норме, *е*) со вторичными перетяжками на хромосомах (фрагмент пластинки).
Указанные выше особенности в каждой пластинке отмечены стрелками.

же самое и на полонинах: Боржавской (16) — выс. 1100 м над ур. м., Пожижевской (19) — выс. 1490 м над ур. м. и Менчул-Квасовской (18) — выс. 1500 м над ур. м. В этих же местах, в лесных фитоценозах, где условия произрастания наиболее благоприятны для подснежников, частота встречаемости В-хромосом равна 4—8% (табл. 2). Таким образом, не высота произрастания над уровнем моря, а неблагоприятные условия влажности, аэрации, уплотнения почвы, вытаптывание, задернение влияют на процесс увеличения частоты В-хромосом в популяции.

Наибольший процент встречаемости В-хромосом и разнообразие их по числу и морфологии отмечены нами только в 5 из 30 исследованных популяций. На Анталовецкой поляне (20), на подстилающих почву вулканических породах у растений популяции *G. nivalis* var. *carpaticus* найдено от одной до десяти добавочных хромосом разной морфологии и, кроме того, обнаружены структурные перестройки кариотипа и анеуплоидные кариотипы (рис. 1, *а*, *д*; рис. 2, *а*, *г*).

Аналогичное увеличение кариотипической изменчивости найдено нами в популяции из окр. с. Верхняя Уголька (12) Тячевского р-на Закарпатской обл., произрастающей на выходах известняков. Здесь найдено от одной до четырех

В-хромосом у 20 % растений и три типа структурных вариантов кариотипа (табл. 1).

На Пожижевской полонине (19) варианты с одной В-хромосомой отмечены с частотой 20 %, и в этой же популяции 10 % растений имеют структурные перестройки 3 типов. Популяция произрастает в условиях сильного увлажнения на гумусовых почвах.

В первых двух случаях, на Анталовецкой поляне и в Верхней Угольке, именно эдафические факторы, сложившиеся исторически, повлияли на высокий процент изменчивости кариотипа. Следует отметить, что при исследовании *G. reginae-olgae*, произрастающего в Греции на известняках (Kamari, 1981), в одной из популяций было обнаружено до четырех В-хромосом, а при исследовании *Narcissus angustifolius* из с. Киреши в Закарпатье в популяции, произрастающей на почве, обогащенной гумусом, также выявлено до 4 добавочных хромосом (Кричфалуший, Свешникова, 1985). Таким образом, и в этих случаях имеют место нетипичные для произрастания видов условия, вероятно, способствующие накоплению В-хромосом в популяциях растений.

Интересно отметить, что при исследовании 32 популяций *Crepis sibirica* и *Centaurea scabiosa* в Сибири авторами выявлены те же закономерности увеличения встречаемости В-хромосом в популяции. По мере удаления от оптимума произрастания увеличивается частота растений с добавочными хромосомами, возрастает число их морфологических вариантов. Максимум — в неблагоприятных условиях (Цитлёнок, Пулькина, 1987, 1989).

Нами отмечено резкое возрастание частоты встречаемости В-хромосом в лесных сообществах из северо-восточных районов Украины. Материал собран нами и получен от В. И. Мельника (табл. 2) из Ровенской (26, 27, 28), Киевской (25) и Винницкой (Тульчинский р-н, 30) областей.

Несмотря на небольшое количество исследованных растений (по 5—7 луковиц), мы обнаружили в каждой из перечисленных популяций (25—28) от 2 до 4 добавочных хромосом, в одной популяции 7 В-хромосом (28) и структурные перестройки хромосом I—II типов у половины растений данных сборов.

Более полно (26—30 луковиц) изучены 2 популяции из Винницкой обл. В одной из них (29) частота встречаемости В-хромосом равна 10.7 %, в другой, которая относится к южному району области (30), найдено от 1 до 4 добавочных хромосом, причем частота встречаемости растений с В-хромосомами равна 40%. Из них: 2В — 24.0 %, 4В — 12.0 %, 1В — 4 % (табл. 1, 2).

Такое резкое увеличение добавочных хромосом в кариотипах растений в отдельных популяциях из Ровенской, Киевской и юга Винницкой областей можно объяснить изменением среды обитания растений, длительное время подвергающихся действию антропогенных факторов. В том числе следует учесть нахождение в указанных областях АЭС, хотя прямых исследований с забором проб воздуха, почвы, воды нами не проводилось.

Морфологические типы добавочных хромосом, обнаруженные в популяциях *Galanthus nivalis*, следующие:

а) в 90 % случаев В-хромосомы подснежника белоснежного — это маленькие субмета- или субакроцентрические хромосомы размером 4—5 мкм, не имеющие аналогов среди хромосом основного набора (рис. 2, *б*);

б) реже — это среднего размера хромосомы, 8—10 мкм, субметацентрические, подобные одной из хромосом основного набора — анеуплоидия (рис. 1, *в*, *д*);

в) в популяциях с Анталовецкой поляны (20) и Ровенской обл. (26) В-хромосомы III типа: маленькие телоцентрические, с почти отсутствующим плечом (рис. 1, *г*; 2, *в*).

Следует подчеркнуть, что в популяции с Анталовецкой поляны найдены все три типа В-хромосом. Эти же типы В-хромосом (метацентрики, субметацентрики и акроцентрики) обнаружены у *G. reginae-olgae* из Греции. Причем в этой популяции обнаружено до 4 В-хромосом и отмечена транслокация (Kamari, 1981).

ТАБЛИЦА 2

Вариабельность встречаемости добавочных хромосом (B), типов структурных перестроек хромосом и анеуплоидии в 10 популяциях *Galanthus nivalis* (по 25 образцам) в зависимости от эколого-ценотических условий

№ популяции	Место сбора	Характер местообитания	Число растений с B-хромосомами на популяцию, %					Тип перестройки, A — анеуплоидия
			24	24 + 1B	24 + 2B	24 + 4B	24 + 5 — 10B	
	УССР, Закарпатская обл.:							
13	Валовецкий р-н, окр. пос. Нижние Ворота	а) склон оврага, заросший лесной порослью вяза, ореха, бука;	92	8	—	—	—	—
		б) другой склон оврага с теми же породами;	100	—	—	—	—	I
		в) лесная поляна, разнотравье	88	4	8	—	—	III, A
14	Валовецкий р-н, урочище Качурово	Орешник с елью и другая лесная поросль	94	4	—	—	—	III, A
15	Свалявский р-н, дорога на перевал Уклин	Буковый лес по склону горы в пойме р. Латорицы	100	—	—	—	—	—
16	Свалявский р-н, Боржавская полонина, 1100 м над ур. м.	а) верхняя граница букового леса по склону;	100	—	—	—	—	—
		б) поляна на краю леса, сильно задерненная злаками	84	16	—	—	—	I—III
20	Ужгородский р-н, Анталовецкая поляна	Окраина леса по склону древнего кратера вулкана	72	4	4	4	16	I—IV, A
12	Тячевский р-н, окр. с. Уголька	Буковый лес, склон горы, выходы известняков	80	8	12	—	—	I—III
	УССР, Ивано-Франковская обл.:							
17	Гора Петрос, 1500 м над ур. м.	Северный склон отрога горы Петрос, заросли ольхи	80	8	12	—	—	I, II
18	Квасовский р-н, гора Менчул-Квасовский, 1500 м над ур. м.	а) еловый лес с полянами, заросшими злаками;	96	4	—	—	—	I
		б) граница букового леса, поляна	80	8	12	—	—	I
19	Пожижевская полонина, стационар Львовского отделения Ин-та ботаники АН УССР, 1500 м над ур. м.	а) еловый лес с полянами ниже биостанции по склону;	96	4	—	—	—	III, A
		б) подножье горы, у ручья, заросли горной сосны	80	20	—	—	—	I—II
30	УССР, Винницкая обл., Тульчинский р-н, Кирнасовский лесхоз	Грабовый лес, разреженный; склон у ручья	60	4	24	12	—	I—III, A

III. Кариотип со структурными перестройками хромосом.

Структурные изменения в кариотипе *G. nivalis* типа транслокаций и делеций были описаны нами ранее (Свешникова, 1971). В настоящем исследовании кариотипы со структурными перестройками найдены у растений в 13 из 30 исследованных популяций, что составляет 36.6 %. Нами обнаружены следующие типы хромосомных перестроек (рис. 1, 2):

I	$2n = 24 = 4M + 14SM + A^t + 5m$	транслокация	
II	$2n = 24 = 4M + 15SM + A^t + 4m$	транслокация	(рис. 1, *б*)
III	$2n = 24 = 4M + 13SM + A^t + (5 + 1)m$	инверсия	(рис. 1, *в*)
IV	$2n = 23 = 4M + 14SM + A^t + 4m + 1d$	дицентрик	(рис. 2, *а*)
V	$2n = 25 = 4M + 14SM + A^t + 6m$	анеуплоидия	(рис. 1, *в*, *д*; 2, *г*)

Указанные варианты кариотипа, а именно транслокации, инверсии, образование дицентриков и анеуплоидия по одной из неравноплечих хромосом набора могут быть и с добавочными хромосомами. В перестройках обычно участвуют VIII, IX, X и одна из больших метацентрических хромосом. Анеуплоидия может быть по любой из III—VIII пар хромосом.

Типы перестроек I и II обнаружены в десяти популяциях (табл. 1: №№ 1, 7, 13, 16, 19, 17, 18, 25, 26, 28) по одному растению на популяцию. В этих же популяциях найдены 1—2 добавочные хромосомы.

Все типы перестроек (I—IV) и анеуплоидия обнаружены только в одной популяции с Анталовецкой поляны (20) (Свешникова, Фодор, 1983). Три структурных варианта (I—III) выявлены в популяции из окр. с. Верхняя Уголька (12) и из Тульчинского р-на Винницкой обл. (30). Именно в этих популяциях обнаружено и наибольшее число вариаций по количеству и морфологии добавочных хромосом.

В 15 из 30 исследованных популяций структурные перестройки кариотипа не обнаружены. Это, как правило, те популяции, где не выявлены и B-хромосомы. По-видимому, эти явления взаимосвязаны. Так, положительная корреляция между наличием хромосомных перестроек и наличием B-хромосом и анеуплоидии наблюдалась Э. А. Назаровой (1980) в 3 популяциях *Crepis pannonica* из Армении, причем в хромосомные перестройки были включены одна пара или все хромосомы набора. То же наблюдалось и в популяциях *Crepis sibirica, Centaurea scabiosa* (Цитлёнок, Пулькина, 1989).

При сборе и обработке большого по объему материала из Закарпатского региона в 1985 г. мы принимали во внимание высоту местности над уровнем моря, лесные и луговые сообщества, вторичные луга и леса (табл. 2). В Валовецком р-не (выс. 300—400 м над ур. м.) на опушке леса у 3 из 34 изученных растений в кариотипе имелись 2 добавочные хромосомы и структурные перестройки. На Боржавской полонине, на высоте 1100 м над ур. м., на верхней границе букового леса все 52 собранных растения имели 2n=24, в то время как выше по склону на задерненных лугах с господством белоуса 8 из 40 растений имели 1 B-хромосому и структурные перестройки. В Ивано-Франковской обл. у подножья горы Петрос в зарослях ольхи у 20 % растений были найдены 1—2 B-хромосомы и перестройки кариотипа. То же самое и на горе Менчул-Квасовский на выс. 1500 м над ур. м., где на границе букового леса в луговом сообществе 20 % растений имели и перестройки, и B-хромосомы, а в еловом лесу растения с добавочными хромосомами были единичны. Аналогичные данные получены и с популяции на Пожижевской полонине — 1500 м над ур. м. (табл. 2).

Таким образом, на примере популяций *Galanthus nivalis* из Закарпатской и Ивано-Франковской областей прослеживается тенденция увеличения частоты встречаемости B-хромосом и структурных перестроек кариотипа в местах, нетипичных для вида. Если в равнинных лесных сообществах, в предгорных и горных лесах Украины естественная частота встречаемости растений с B-хромосомами и число перестроек кариотипа на популяцию минимальное, то

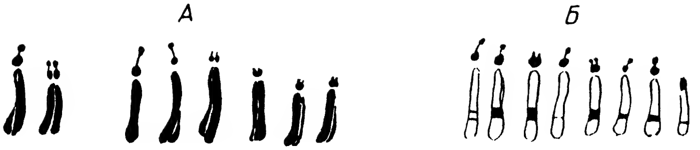


Рис. 3. Спутничные хромосомы и их изменчивость у *G. nivalis*.
А — окраска по Фёльгену, *Б* — окраска по Гимза.

в местах, где растения длительное время испытывают угнетение или воздействие нетипичных для вида условий (например, при сильной ксерофилизации или сильном увлажнении, при выходе на поверхность известняков или в местах давней вулканической деятельности, при уплотнении почв и задернении вследствие выпаса), независимо от высоты над уровнем моря частота встречаемости В-хромосом и хромосомных перестроек увеличивается от 8 до 28—30% и в одном случае до 40%. Вероятно, механизм увеличения частоты В-хромосом и их морфологических вариантов выработан видом в процессе эволюции и закреплен естественным отбором. Появление В-хромосом в популяциях связано со структурными перестройками хромосом, обусловленными высоким уровнем естественного мутирования хромосом основного набора (Назарова, 1988).

IV. Абсолютные размеры хромосом в кариотипах растений из разных популяций.

Общая длина хромосомного набора у большинства популяций равна 125—130 мкм; данные по измерению хромосомных наборов по 5 популяциям опубликованы нами (Свешникова, 1971). Привлечение дополнительного материала показало, что по абсолютным размерам хромосомные наборы *G. nivalis* из разных популяций не различаются, за исключением хромосомных наборов с добавочными хромосомами, где абсолютная длина увеличивается на длину соответствующего числа В-хромосом. По центромерному индексу, длине плеч и общей длине хромосом в популяциях заметных различий не обнаружено. Исключением являются случаи транслокаций, затрагивающих, как правило, VII—X хромосомы, иногда одну из хромосом I—II пары. В этом случае меняется и длина, и центромерный индекс соответствующей хромосомы.

Таким образом, исследование абсолютных размеров хромосом в популяциях *G. nivalis* показало, что за исключением случаев структурных изменений кариотипа абсолютные размеры хромосом не меняются ни в равнинных, ни в горных популяциях. По данным Kamari (1981), морфология и размеры хромосом у исследованных ею видов подснежников в различных популяциях меняются незначительно, за исключением *G. elwesii*. Для этого вида характерна высокая степень изменчивости как морфологических признаков растений, так и размеров хромосом в популяциях.

V. Спутничные хромосомы (рис. 3).

Изменчивость спутничных хромосом в кариотипе прослежена нами по всем исследованным популяциям. Как правило, одна пара акроцентрических хромосом набора имеет на коротком плече маленький шаровидный спутник на тонкой нити. В большинстве изученных популяций в диплоидном наборе присутствуют две спутничные хромосомы с нормальными спутниками указанного типа. Наряду с этим можно отметить изменчивость в размере спутника, длине спутничной нити, гетероморфизм спутничной пары хромосом по размеру большого плеча (рис. 1, *а*). Для большинства популяций Украины выявлен спутник нормального типа. В материале из Болгарии наблюдается гетероморфизм: из с. Странджа кариотипы имеют спутники, гетероморфные по

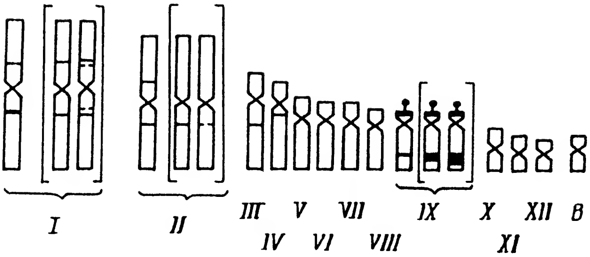


Рис. 4. Схема распределения гетерохроматиновых сегментов в хромосомах *G. nivalis* (в скобках показаны вариации в наличии и размере сегментов).

величине, из с. Ропотамо — гетероморфные по длине спутничной нити, из с. Боженица — с очень короткой спутничной нитью. Гетероморфизм спутничных хромосом растений неоднократно отмечался разными авторами. Так, у *Narcissus angustifolius* (Вахтина, 1973) показан гетероморфизм по величине спутника у 70 % растений из Кирешской популяции в Закарпатье, причем этот полиморфизм поддерживается в популяции длительное время. У подснежника полиморфизм по величине спутника особенно отчетливо проявляется в популяции *Galanthus nivalis* subsp. *angustifolius* при применении дифференциальной окраски (рис. 5, *ж*).

Применение дифференциальной окраски хромосом, выявляя поперечную исчерченность по длине хромосомы, дает дополнительный материал для изучения внутри- и межпопуляционного полиморфизма и характеристики кариотипической изменчивости. Различия спутничных и других хромосом *G. nivalis* по расположению гетерохроматиновых сегментов представлены на рис. 4. Как правило, у *G. nivalis* на обоих плечах больших метацентрических хромосом в одной трети от центромеры имеются узкие темноокрашенные полосы; в коротком плече спутничной хромосомы, в спутничной нити и самом спутнике, а также на большом плече имеются плотные полосы или блоки гетерохроматина. Реже гетерохроматиновые полосы обнаруживаются на большом плече одной или двух субметацентрических хромосом; гетерохроматин, выявляемый методом Гимза, полностью отсутствует на плечах маленьких метацентрических и добавочных хромосом набора (Свешникова, Гриф, 1981).

В популяциях *G. nivalis* обнаружены вариации стандартной окраски. Они касаются главным образом спутничных хромосом, а также числа и интенсивности полос гетерохроматина на больших и средних по размерам хромосомах набора (рис. 5, *а—ж*; см. таблицу-вклейку, *А*, *Б*). Стандартный тип распределения гетерохроматина имеют кариотипы растений из окр. сел Невицкое и Жмеринка, окр. Ужгорода (рис. 5, *а*, *б*); то же и для окр. с. Боженицы (рис. 5, *д*). В популяции из окр. г. Винницы (рис. 5, *в*) и окр. с. Орсая (рис. 5, *е*) спутничные хромосомы гетероморфны по размерам гетерохроматинового сегмента на большом плече. Интерес представляют растения с Боржавской полонины, с выс. 1100 м над ур. м. Вопреки ожиданию, количество гетерохроматиновых сегментов и их размеры не отличаются от других популяций (рис. 5, *б*). Значительные отличия от стандартного типа обнаружены в кариотипе *G. nivalis* subsp. *angustifolius*, что особенно заметно на спутничной хромосоме. Гетероморфизм гомологичных хромосом по гетеро-хроматиновым сегментам выявлен у этой разновидности и на других хромосомах набора, а именно: на больших метацентрических хромосомах и на субметацентрических хромосомах имеется больше полос и эти полосы шире по сравнению с нормой (рис. 5, *ж*). У *G. nivalis* subsp. *angustifolius*, который распространен на западных и восточных границах ареала и отличается морфологически от *G. nivalis*, кариотип имеет своеобразный рисунок дифференциальной окраски, что может свидетельствовать о его обособленности и вероятных структурных преобразованиях кариотипа, связанных с адаптивной изменчивостью (см. таблицу-вклейку, *Б*). В кариотипе другой разновидности *G. nivalis* var. *carpaticus* (рис. 5, *г*)

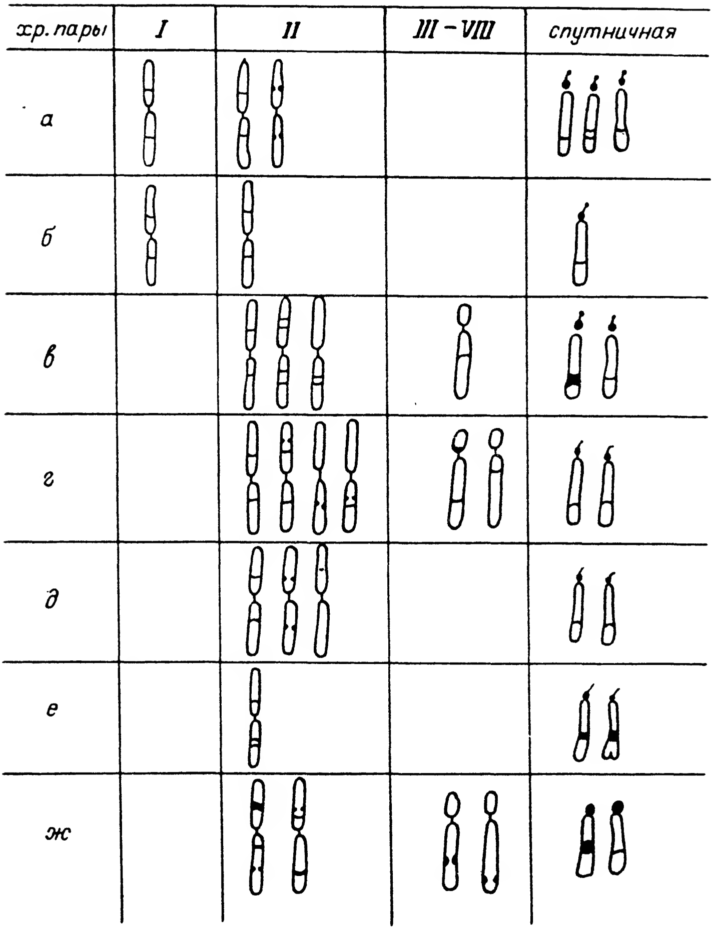


Рис. 5. Изменчивость гетерохроматиновых сегментов хромосом в популяциях *G. nivalis* (*а—е*), *G. nivalis* subsp. *angustifolius* (*ж*).

Объяснения в тексте.

выявлено наибольшее число вариаций гетерохроматиновых полос во II хромосоме, в спутничной хромосоме различий не обнаружено.

Гетероморфизм спутничного района хромосом у *G. nivalis*, безусловно, связан с функционированием ядрышкового организатора в различных экологических условиях. Оказалось, что именно в горных популяциях и на окраине ареала чаще наблюдается изменчивость спутника и гетероморфизм гомологов, как, например, у *G. nivalis* subsp. *angustifolius* с восточной границы ареала или у *G. nivalis* из горных популяций Болгарии. Известно, что у некоторых видов растений в горных популяциях обнаружены несколько пар спутничных хромосом в отличие от равнинных популяций, например, у *Aconitum excelsum* (Малахова, 1979), *Actaea spicata, A. erythrocarpa* (Малахова, 1982), у *Narcissus angustifolius* (Кричфалуший, Свешникова, 1985). У *Galanthus nivalis* в горных популяциях число спутничных хромосом остается в норме. Однако в одной из горных популяций с Боржавской полонины (16) на нескольких хромосомах нами без специальной обработки выявлены вторичные перетяжки (рис. 2, *е*). Не исключено, что некоторые из них могут быть ядрышкообразующими. Этот вопрос нуждается в дальнейшей разработке.

Изменчивость признаков в популяциях растений наблюдается почти у всех видов. Большие запасы генетической изменчивости дают возможность видам в популяции адаптироваться к изменяющимся условиям среды (Грант, 1984). Так, например, у *Galanthus reginae-olgae*, произрастающего в Греции, выделено три подвида, приуроченных к разным экологическим нишам и по существу являющихся экотипами (Kamari, 1981). Типовой подвид *G. reginae-olgae* Orph. subsp. *reginae-olgae* произрастает во влажных тенистых местах, в хвойных лесах из *Pinus pallasiana, Abies cephalonica* с *Pteridium aquilinum*. Второй подвид *Galanthus reginae-olgae* subsp. *corcyrensis* (G. Beck) Kamari также произрастает во влажных тенистых местах по берегам ручьев, на выс. 50—200 м над ур. м., в то время как третий подвид *G. reginae-olgae* subsp. *vernalis* Kamari растет на лесных опушках на высоте 1200 м над ур. м. среди известковых скал. Характерно, что у типового подвида в 3 изученных популяциях обнаружено от 0 до 3 добавочных хромосом разной морфологии, у второго подвида два растения из одной популяции имели по одной добавочной хромосоме. Максимум 4В-хромосомы отмечен в одной из шести изученных популяций третьего подвида, произрастающего на известняковых скалах. Приводимые автором данные по вариациям центромерного индекса у указанных подвидов в хромосомах III—VII и X пар, несомненно, обусловлены разного рода аберрациями хромосом. Аналогичные результаты получены нами для популяций *G. nivalis*. Его подвид *G. nivalis* subsp. *angustifolius*, произрастающий на окраине ареала вида, и разновидность *G. nivalis* var. *carpaticus* с Анталовецкой поляны сохраняют свои морфологические особенности и отличаются кариотипически по числу и морфологии В-хромосом, по характеру и размерам гетерохроматиновых сегментов, структурным перестройкам и гетероморфизму спутничных хромосом.

Нами получены предварительные данные еще по двум видам рода *Galanthus*. В отдельных популяциях *G. plicatus* Bieb. в однотипных лесах, в Крыму обнаружены растения с 1—2 В-хромосомами с частотой 5—10 % на популяцию. В Хостинском заповеднике в популяциях *G. woronowii* Losinsk. в разных экологических нишах обнаружены растения с 1—2 В-хромосомами с частотой 4—8 % и растения с 1—5 В-хромосомами с частотой до 50 % на популяцию. Таким образом, очевидно, что в популяциях разных видов рода *Galanthus* в неблагоприятных условиях (известняки, сухость, избыточная влажность) обнаруживаются сходные изменения кариотипа. Подобные результаты получены и на представителях семейства сложноцветных *Crepis sibirica, Centaurea scabiosa* (Цитлёнок, Недоспасова, 1982; Цитлёнок, Пулькина, 1989) и злаковых — *Festuca pratensis* (Цитлёнок, Вайшля, 1988).

В результате проведенного исследования установлено следующее: В-хромосомы присутствуют в 60 % исследованных популяций *Galanthus nivalis* в разном числе (от 1 до 10) и с разной частотой встречаемости (от 4 до 40 % на популяцию).

В неблагоприятных условиях число растений с нормальным кариотипом уменьшается в популяции, а число растений с нестабильным кариотипом (с В-хромосомами, анеуплоидией, структурными перестройками) увеличивается.

На нашем материале выявлена прямая связь между частотой встречаемости и разнообразием структурных перестроек хромосом в популяции и количеством и морфологическими вариантами В-хромосом.

Полученные нами данные подтверждают точку зрения R. Jones, H. Rees (1982) и Назаровой (1988), что механизм накопления В-хромосом в популяции выработан видами в процессе естественного отбора и является реакцией организмов на длительное воздействие разного рода неблагоприятных условий. У разных видов рода *Galanthus* в неблагоприятных условиях отмечено сходство по частоте встречаемости и числу В-хромосом и частоте встречаемости структурных перестроек хромосом в кариотипе.

На примерах описанных ранее разновидностей и подвидов *Galanthus nivalis* и *G. reginae-olgae*, занимающих разные экологические ниши, показано, что морфологическая дифференциация видов сопровождается их кариотипической дифференциацией.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова Л. И. Кариосистематический обзор видов *Polygonatum* Mill. Советского Союза // Бот. журн. 1971. Т. 56, № 4. С. 530—543. — *Абрамова Л. И.* О дифференциальном окрашивании хромосом растений на примере *Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce // Тр. по прикл. ботан., ген. и сел. 1977. Т. 60, вып. 2. С. 124—127. — *Абрамова Л. И.* Кариотипическая неоднородность популяций *Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce // Бюл. Всесоюз. ин-та растениеводства им. Н. И. Вавилова. 1978. Т. 83. С. 59—65. — *Агапова Н. Д., Гриф В. Г.* О хромосомной терминологии // Бот. журн. 1982. Т. 67, № 9. С. 1280—1284. — *Артюшенко З. Т.* Подснежник — *Galanthus* L. // Амариллисовые СССР. Л.: Наука, 1970. С. 41—83. — *Артюшенко З. Т., Харкевич С. С.* Ранневесенние декоративные растения флоры Советских Карпат // Бот. журн. 1956. Т. 41, № 11. С. 1604—1616. — *Вахтина Л. И.* Кариологическая изменчивость природных популяций *Narcissus angustifolius* Curt. // Бот. журн. 1973. Т. 58, № 9. С. 1367—1370. — *Грант В.* Видообразование у растений. М.: Мир, 1984. 528 с. — *Гриф В. Г., Кетриц Л. М., Черепанов С. К.* Кариосистематическое изучение *Trillium rhombifolium* Kom. из Южного Приморья // Бот. журн. 1977. Т. 62, № 11. С. 1639—1650. — *Захариади К.* Морфология и таксономия некоторых видов рода *Galanthus* из СССР и Румынской народной республики // Докл. зарубежных ученых (II делегатский съезд ВБО, 9—15 мая 1957 г.). Л.: Наука, 1958. С. 9—13. — *Кемулярия-Натадзе Л. М.* К изучению кавказских представителей рода *Galanthus* // Тр. Тбилисского Ботан. ин-та. 1947. Т. 11. С. 185—190. — *Козлова А. А.* Внутривидовой кариотипический полиморфизм растений Вороньего глаза на основе изучения естественных популяций Западной Сибири // Докл. МОИП. 1979. С. 70—72. — *Красников А. А.* Кариологическое изучение *Achyrophorus maculatus* (L.) Scop. из некоторых популяций Южной Сибири // 5 съезд Всесоюз. о-ва генетики и селекции им. Н. И. Вавилова. Тез. докл. М., 1987. Т. 1. С. 140—141. — *Кричфалуший В. В., Свешникова Л. И.* Сравнительно-кариологическое исследование природных популяций *Narcissus angustifolius* Украинских Карпат // Бот. журн. 1985. Т. 70, № 6. С. 806—814. — *Лавренко А. Н., Сердитов Н. П.* Кариотип *Aconitum septentrionale* на северо-востоке европейской части СССР // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 3. С. 376—382. — *Малахова Л. А.* Популяционная цитогенетика цветковых растений // Эволюционная и популяционная генетика. Общая генетика. Т. 3. М.: ВИНИТИ, 1978. С. 92—129. — *Малахова Л. А.* Полиморфизм спутничных хромосом борца высокого *Aconitum excelsum* в горных популяциях Западной Сибири // Цитология. 1979. Т. 21, № 9. С. 1094—1099. — *Малахова Л. А.* Адаптивная роль хромосомной изменчивости в популяциях цветковых растений // Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 69—78. — *Мельник В. И.* Современное состояние *Galanthus nivalis* на северо-восточной границе ареала // Бюл. Гл. ботан. сада АН СССР. 1987. Вып. 143. С. 37—39. — *Мошкович А. М.* Добавочные хромосомы покрытосеменных растений. Кишинев: Штиинца, 1979. 164 с. — *Назарова Э. А.* В-хромосомы *Crepis pannonica* (Jacq.) С. Koch // Генетика. 1970. Т. 6, № 2. С. 165—167. — *Назарова Э. А.* Кариологический полиморфизм популяций *Crepis pannonica* (Jacq.) С. Koch // Генетика. 1976. Т. 12, № 7. С. 31—40. — *Назарова Э. А.* В-хромосомы и внутривидовая нестабильность чисел хромосом у *Crepis pannonica* (Jacq.) С. Koch // Проблемы популяционной и эволюционной цитогенетики растений и животных. Томск: Изд-во ТГУ, 1980. С. 35—40. — *Назарова Э. А.* Спонтанный хромосомный полиморфизм популяций // Флора, растительность и растительные ресурсы Армянской ССР. Ереван, 1988. Вып. II. С. 31—50. — *Свешникова Л. И.* Сравнительно-кариологическое исследование рода *Galanthus* L. // Бот. журн. 1971. Т. 56, № 1. С. 118—126. — *Свешникова Л. И., Гриф В. Г.* Использование методов выявления гетерохроматиновых сегментов хромосом в сравнительной кариологии растений // Бот. журн. 1981. Т. 66, № 4. С. 494—501. — *Свешникова Л. И., Фодор С. С.* Внутривидовой кариотипический полиморфизм *Galanthus nivalis* // Укр. ботан. журн. 1983. Т. 39, № 5. С. 32—35. — *Фодор С. С.* Флора Закарпаття. Львів: Вища школа, 1974. С. 160. — *Цитлёнок С. И., Вайшля О. Б.* В-хромосомы *Festuca pratensis* // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 8. С. 1116—1119. — *Цитлёнок С. И., Недоспасова Т. Г.* Изучение В-хромосом *Crepis sibirica* L. // Цитология и генетика. 1982. № 1. С. 28—31. — *Цитлёнок С. И., Пулькина С. В.* Адаптивное значение полиморфизма по В-хромосомам у некоторых сложноцветных // Тез. докл. 5 Всесоюз. совещ. общ. генетики и селекции им. Н. И. Вавилова. Общая и молекул. генетика. М., 1987. Т. 1. С. 292. — *Цитлёнок С. И., Пулькина С. В.* Хромосомный полиморфизм у представителей семейства *Asteraceae* Dumort // Тез. докл. 2 совещ. по кариологии растений. Новосибирск, 1989. С. 83—84. — *Jones R. N.* B-chromosome systems in flowering plants and animal species // Intern. Review of cytology. 1975. Vol. 40. P. 1—100. — *Jones R. N., Rees H.* B-chromosome. London; New York; Paris: Acad. Press, 1982. 400 p. — *Kamari G.* A biosystematic study of the genus *Galanthus* L. in Greece. Pt. 2 (Cytology) // Bot. Hron. 1981. Vol. 1. P. 60—98. — *Kamari G. A.* A biosystematic study of the genus *Galanthus* (*Amaryllidaceae*) in Greece. Pt. 1 (Taxonomy) // Bot. Jahrb. 1982. Vol. 103, N 1. P. 107—135. — *Levan A., Fredga K., Sandberg A. A.* Nomenclature for centromeric position on chromosomes // Hereditas. 1964. Vol. 52, N 2. P. 201—220. — *Müntzing A.* Accessory chromosomes // Ann. Rev. Genet. 1974. Vol. 8. P. 243—266. — *Popova M. T.* Cytotaxonomical study on Bulgarian Galanthus species // Com. rendus Acad. Bulg. Scien. 1972. Vol. 25, N 3. P. 377—380. — *Stern F. C.* Snowdrops and snowflakes. A study of the genera *Galanthus* and *Leucojum*. London: Royal Hort. Soc., 1956. 100 p.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР
Ленинград

Получено 13 III 1990

SUMMARY

Chromosome numbers (2n=24+0—10B) and karyotypes were analysed in 30 populations of *Galanthus nivalis*. In 60 % of the populations B-chromosomes (1—10B) were discovered, different aberrations — in 36.6 % of the populations. The occurrence of B-chromosomes, variations in morphology and size of the chromosomes and adaptive significance of B-chromosomes in populations is discussed.

УДК 581.45
© 1991 г.

Т. В. Гендельс

МОРФОТИП ЛИСТА *LYONOTHAMNUS ASPLENIIFOLIUS* (*ROSACEAE*) И ПРОТОТИП ПЛАСТИНКИ ПРОСТОГО ЦЕЛЬНОГО ЛИСТА ДВУДОЛЬНЫХ

T. V. GUENDELS. MORPHOTYPE OF THE LEAF OF *LYONOTHAMNUS ASPLENIIFOLIUS (ROSACEAE)* AND PROTOTYPE OF THE BLADE OF SIMPLE SOLID LEAF OF DICOTYLEDONOUS PLANTS

Дважды перисторассеченный лист *Lyonothamnus aspleniifolius*, по мнению автора, представляет собой разветвленную метамерную систему и формируется по типу побега. Сегмент листа этого вида наряду с пластинкой листа родов *Comptonia* и *Schlechterina* рассматривается в качестве исходной структуры для пластинки простого цельного листа с различными формами перистого жилкования, широко распространенного в разных филах двудольных. Речь идет об исходном морфотипе, но не об исходном таксоне или таксонах.

Среди представителей сем. *Rosaceae* род *Lyonothamnus* A. Gray (*Spiraeoideae*) чаще рассматривают как монотипный. Его единственный представитель *L. floribundus* A. Gray имеет простые продолговато-ланцетные листья без прилистников. Однако имеется разновидность *L. floribundus* var. *aspleniifolius* (Greene) Brandegee, которая выделяется чрезвычайно необычным для покрытосеменных листом папоротникового типа. В работе будем рассматривать эту разновидность в качестве самостоятельного вида. Представители рода происходят из южной Калифорнии и представляют собой вечнозеленые деревья 5—15 м выс. с супротивным листорасположением. Именно с листом *L. aspleniifolius* были идентифицированы верхнемеловые образцы с юга Европы под названием *Aenigmatophyllum* (Hartung u. Gothan, 1939, цит. по: Givulescu, 1982).

Первые находки с таким морфотипом за изумительное сходство с листьями папоротника были отнесены к роду *Callipteridium* Weiss.

Не оспаривая правомерности идентификации образцов, относимых к роду *Aenigmatophyllum*, с современным *Lyonothamnus aspleniifolius*, заметим, что описания этого морфотипа, данные A. Krussmann (1977), R. Givulescu (1982) и В. А. Красиловым (1989), весьма различны. Krussmann определяет лист как перистораздельный, 8—10 см дл., с 3—7 продолговато-ланцетными листочками, имеющими широкие косые лопасти и узкие синусы. В приведенной им иллюстрации листочки отходят последовательно, и в перипециоле черешка отсутствуют лопасти. Согласно Givulescu образец, отнесенный им к *Aenigmatophyllum*, имеет слегка вздутый и полосатый в основании черешок, переходящий в ось, несущую в нижней части пару супротивно расположенных, а в верхней — пару последовательно расположенных сложных листьев. Листочки треугольные, на верхушке чаще округлые, серповидные, наклонной ориентации, с супротивным или последовательным расположением. Листочки отчетливо разделены до оси листа. В них различают одну медианную жилку, толстую и короткую. По мнению Красилова (1989 : 147), лист *Aenigmatophyllum*, который он определяет как «дважды перистый с промежуточными перышками на рахисе», сходен с мезозойскими цикадофитами (в частности, с пельтаспермовыми). Красилов полагает, что отдельные «перья» *Aenigmatophyllum* соответствуют листовым пластинкам представителей рода *Comptonia (Myricales)*, и, поскольку меловые «*Comptonia*» и «*Dryandra*» известны лишь по обрывкам листьев, не исключено, что они в действительности относятся к *Aenigmatophyllum* или близкому морфотипу. Развивая свое предположение относительно родства *Aenigmatophyllum* с *Myricales*, Красилов надеется получить в этой группе еще один пример перехода от сложных листьев к простым, параллельного установленному им переходу *Debeya—Myricaephyllum*.

Помимо современных родов *Lyonothamnus* и *Comptonia* и ископаемых представителей рода *Myrica*, сходные морфологические черты листовой пластинки (сегментированность и наличие нескольких жилок в сегментах) имеются также в современных и ископаемых родах *Dryandra, Protea, Banksia (Proteaceae)*, а также у листьев современного вида *Schlechterina mitostemmatoides* Harms (*Passifloraceae*). В самом роде *Lyonothamnus* один из 2 видов — *L. aspleniifolius* — имеет весьма архаичный тип листа, а *L. floribundus* имеет тип жилкования, который в почти неизменном виде встречается также в родах семейств *Fabaceae (Swartzia, Cassia, Dipterix), Clusiaceae (Kiemeyera excelsa* S. Hil.), *Sapotaceae (Mimusops, Ceratopetalum), Ericaceae (Rhododendron), Ebenaceae (Diospyros)*, а в несколько измененном виде, связанном с особенностями гистогенеза пластинки, имеет очень широкое представительство в листовых пластинках двудольных разного систематического положения.

С целью установления природы двух типов листьев в роде *Lyonothamnus*, направления их преобразований мы детально изучили их морфологические особенности и сравнили со сходными морфотипами в других таксонах двудольных.

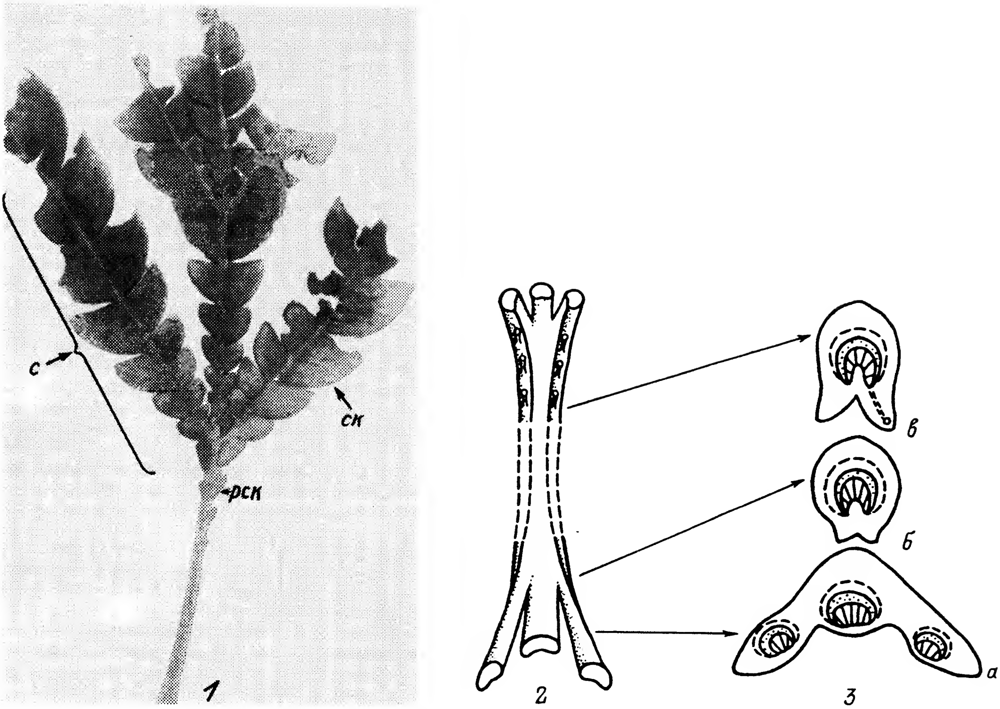
Материал и методика

Изучены морфологические особенности листа у двух видов рода *Lyonothamnus (L. aspleniifolius, L. floribundus)*, у *Comptonia peregrina (Myricaceae), Schlechterina mitostemmatoides (Passifloraceae)*, у видов родов *Vauquelinia, Kageneckia, Lindleya, Photinia, Rhaphiolepis, Exochorda, Pyracantha* и других *Rosaceae*. Были изучены не только признаки формы листа, но на основе серийных срезов составлена пространственная реконструкция хода проводящих пучков. У *Lyonothamnus aspleniifolius* на тотальных препаратах почек и у молодых растущих побегов изучали строение почечных покровов и зачатков листьев. Обработка велась по общепринятой анатомической методике. Для исследования был использован материал из оранжерей и Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. Материал по *Lyonothamnus aspleniifolius* был любезно предоставлен проф. A. Cronquist (New York Botanical Garden, USA), которому автор выражает искреннюю благодарность.

Результаты и обсуждение

L. floribundus (табл. I, *а, б*) имеет простой, цельный, продолговато-ланцетный лист, дл. 10—15 см, без прилистников, с расширенным в самом основании черешком, желобчатым в поперечном сечении, листья цельнокрайные, либо с волнистым краем, пластинка листа иногда сегментирована в основании, по краю листа и черешку изредка расположены железки. Жилкование пластинки перистое, с частыми вторичными и внутривторичными жилками; краевое жилкование полиброхидодромное нерегулярное; интеркостальное жилкование сегментов сетчатое. Узел 3-лакунный, 3-пучковый. В базипециоле, который кажется на поперечном срезе состоящим из 3 сегментов, 3 пучка сливаются в один, подковообразной формы пучок, проходящий по всей длине черешка и средней жилке, в который входят боковые жилки пластинки и в нижней части пучки сегментов.

Лист *L. aspleniifolius* (см. рисунок), следуя отечественной классификации, может быть определен как дважды перисторассеченный (Федоров и др., 1956). При этом надрезы 1-го порядка (сегменты, см. рисунок, *1, с*) соответствуют листочкам в описании Krussmann (1977), листьям — у Givulescu (1982) и перь-



Lyonothamnus aspleniifolius.

1 — общий вид листа, *с* — сегмент листа, *ск* — сегментик, *рск* — редуцированные сегментики; *2* — реконструкция проводящей системы черешка; *3* — строение проводящей системы черешка на поперечных срезах: *а*, *б* — базипециоль, *в* — перипециоль.

ям — у Красилова (1989), а надрезы 2-го порядка (сегментики, см. рисунок, *1*, *ск*) — соответственно лопастям, листочкам и перышкам. На изученном нами образце на одном побеге встречаются листья как с супротивным, так и с очередным расположением сегментов и с разной степенью развития сегментиков в перипециоле черешка (см. рисунок, *1*, *рск*). Но у всех листьев непременно сохраняется уменьшение размеров сегментиков в базипетальном направлении, в том числе и в сегментах осевой части листа. Число сегментиков непостоянно и, как правило, их больше на верхних или средних боковых сегментах — до 16 пар. Сегментики треугольной формы, с острой верхушкой, в них проходит 5—11 боковых жилок (табл. I, *в*). Самая верхняя боковая жилка в сегментике (медианная у Givulescu) наиболее мощная и оканчивается на верхушке железкой, остальные жилки соединяются брохидодромно. Жилкование между боковыми жилками сетчатое, в интеркостальных зонах изредка проходят внутривторичные жилки. Поскольку сегментики отходят чаще последовательно, то на верхней поверхности листа средняя жилка сегмента кажется несколько изломанной, как у *Chamaebatiria millefolium*. Если рассмотреть представленный в иллюстрации образец листа с супротивным расположением сегментов (см. рисунок, *1*), то его структура, по нашему мнению, представляет собой разветвленную метамерную систему, формирующуюся по типу побега. Метамерной единицей является сегмент листа. В приведенном образце осевая часть состоит из 3 последовательных сегментов, каждый из которых гомологичен боковому. Базальный сегмент имеет редуцированные сегментики. Таким образом, рассматриваемый лист состоит из 7 сегментов: 3 осевых и 2 пар супротивно расположенных боковых.

Узел у *Lyonothamnus aspleniifolius* 3-лакунный 3-пучковый. В базипециоле в расширенном основании черешка, которое на поперечном срезе кажется как бы сегментированным на 3 части, 3 пучка сливаются в один подковообразной формы пучок (см. рисунок, *3*). Этот пучок проходит по всей длине черешка и в перипециоле в него с адаксиальной стороны входят пучки базальных сегментиков. Проводящие пучки боковых сегментов причленяются к основному пучку с его латеральных сторон.

Пазушная почка этого вида сформирована двумя парами сросшихся в основании кожистых чешуй и двумя парами зачатков листьев. Почечные чешуи представляют собой основания взрослых листьев с частично редуцированными прилистниками. Верхнюю часть чешуи представляют остановившиеся в развитии зачатки сегментов листа, которые у наружной пары чешуй чаще опадают. Закладываются почечные чешуи как настоящие листья и трансформируются в процессе роста. Так же формируется почечная чешуя и у листопадных видов рода *Magnolia*. Заложение боковых лопастей на зачатке листа (будущих сегментов) происходит акропетально. После появления на примордии небольших бугорков развитие переключается в верхнюю апикальную часть зачатка и распространяется в базипетальной последовательности, т. е. заложение сегментиков начинается с терминального сегмента. В то же самое время в акропетальном направлении происходит медианный рост зачатка, благодаря которому первым оформляется интервал между базальными и следующими за ними лопастями. Таким образом, формирование прилистников есть не что иное как результат онтогенетической дифференцировки. Именно по этой причине не происходит иногда и развитие заложившихся прилистников. Прилистники в дефинитивном состоянии имеют ланцетную форму и перистое брохидодромное жилкование. Поскольку прилистники гомологичны боковым сегментам листа, то, таким образом, уже в пределах листа этого вида мы имеем пример перехода сегментированного метамера в цельную пластинку.

Сопоставление морфологических признаков листа *L. floribundus* и *L. aspleniifolius*, в том числе и проводящей системы узла и черешка, дает основание заключить, что формирование листа *L. floribundus* происходило на основе 3-лопастного зачатка. Доказательством служит наличие 3-лакунного узла. Боковые лопасти такого зачатка в ходе слитного развития приняли участие в формировании основания черешка, а формирование пластинки листа происходило на основе одной метамерной единицы, гомологичной сегменту *L. aspleniifolius*. Однако нет оснований утверждать, что именно лист *L. aspleniifolius* является исходным для *L. floribundus*; оба они могут быть результатом дивергентного развития одной исходной формы, но непременно имеющей в своем развитии стадию 3-лопастного зачатка (например, тройчатый сидячий лист), что и определяет 3-лакунный узел. Несомненно, что тип жилкования пластинки листа *L. floribundus* происходит от сегментированного прототипа, на что указывают наличие неслившихся сегментов в основании пластинки, а также некоторая волнистость края листа и наличие по краю железок.

Листья *Comptonia peregrina* отличаются значительной изменчивостью морфологических признаков: глубиной синусов, очертанием сегментов, характером разветвления боковых жилок и интеркостальным жилкованием. Выделена разновидность *C. peregrina* var. *asplenifolia* (L.) Fern., у которой сегменты треугольной формы. В отличие от *C. peregrina* листья современных мирик имеют цельную или слегка лопастную пластинку с узкоклиновидным основанием, край пластинки цельный, зубчатый, иногда только в верхней части (табл. II, *13*). Жилкование пластинки перистое. Краевое жилкование может быть полиброхидодромным (при цельном крае, например, у *Myrica sapida*) или краспедодромным (при зубчатом или лопастном). Однако, несмотря на то что боковые жилки оканчиваются в зубце или лопасти, они в отличие от боковых жилок при типичном краспедодромном жилковании имеют ответвления, которые анастомозируют между собой: *M. polycarpa, M. cerasifera, M. serrata* (табл. II, *12*).

Разнообразие форм, относимых палеоботаниками к сем. *Myricaceae*, значительно превосходит современное. Это касается как образцов, определяемых как виды рода *Comptonia*, так и рода *Myrica*. Так, образцы рода *Comptonia* различаются формой сегментов, степенью их срастания, характером края, направлением и углом отхождения боковых жилок (табл. II). Ископаемые образцы, относимые к роду *Myrica*, в отличие от листьев современных растений имеют более ярко выраженную лопастность (табл. II), которую можно рассматривать как результат срастания сегментов, например, *Myrica longifolia* (Zhilin, 1989). Анализ ископаемых представителей сем. *Myricaceae* дан в работе С. Г. Жилина (1980), в которой автор отмечает, что у палеоботаников нет подчас единого мнения о принадлежности образцов с морфотипом «*Myrica*» к той или иной систематической группе. Так, например, узкие зубчатые в верхней части листья с клиновидным или цельнокрайным основанием из третичных отложений Европы, определенные вначале под названием *Myrica, Rhus, Banksia, Hakea, Grevillea, Dryandroides*, впоследствии частично были отнесены к роду *Engelhardia* s. l. (*Juglandaceae*) (Жилин, 1980).

В наших исследованиях речь идет о морфологическом преобразовании листа, поэтому таксономическая принадлежность на данном этапе не имеет существенного значения. Однако анализ форм, с точки зрения ботаников, несомненно, принадлежащих сем. *Myricaceae*, дает основание рассматривать сегментированный тип листа *Comptonia* как исходный для простого цельного листа с различными формами перистого жилкования рода *Myrica*. Основанием этому служат многочисленные переходные формы ископаемых представителей. Среди ископаемых видов рода *Comptonia* обращает на себя внимание *C. jakovlevii* из нижнего сеномана (Жилин, 1980) наличием в нижней части листа сегментов с одной боковой жилкой (табл. II, *1, 5*). В верхней части листа произошло слитное развитие таких сегментов, в силу чего изменилась их конфигурация. Слитное развитие происходит по-разному и как следствие этого проявляется разнообразие форм вновь возникших сегментов листа, что отчетливо видно на табл. II, *1*. У *C. acutiloba* на табл. II, *2* вновь возникшие сегменты образуются в результате слитного развития 2 и 3 исходных сегментов с одной боковой жилкой. У ископаемой *Myrica longifolia* (табл. II, *8*) конфигурация сегментов сходна с таковой у *Comptonia acutiloba* (табл. II, *2*). У образцов, относимых к этому виду, сегментированность пластинки исчезает в силу иного характера гистогенеза и сменяется зубчатостью края. Образцы ископаемого вида *Myrica beringiana* (Буданцев, 1983, табл. 3, *8*) в лопастности края листа обнаруживают преемственность от сегментированной пластинки *Comptonia acutiloba* (табл. II, *10, 4*). Кроме того, некоторые современные виды такие как *Myrica cerifera, M. pensylvanica, M. californica* и др. отчетливо сохраняют в краевом жилковании черты сегментированного прототипа (табл. II, *5, 12*). Признание сегментированной пластинки *Comptonia*-типа исходной для рода *Myrica* позволяет рассматривать все формы жилкования производными от этого типа, даже те, у которых жилкование существенно изменилось, но осталось в границах перистого типа. Так, у названной уже нами *M. sapida* (Ettingshausen, 1861, Taf. 11, Fig. 9) — простой цельный лист с жилкованием, обозначенным автором как брохидодромное (Schlingläufig nervation). Такой же тип жилкования J.-A. Mouton (1967) обозначает как брохидодромное фестончатое (brochidodrome festonée), а мы предлагаем называть полиброхидодромным регулярным. Оно характеризуется наличием нескольких рядов петель, размер которых постепенно убывает к краю листа. Этот тип жилкования широко представлен у двудольных, и невозможно привести все примеры такого типа. Отметим лишь несколько крупных таксонов, у которых не только такой же тип краевого жилкования, но и сходная форма пластинки листа с клиновидным основанием. Это — *Magnoliaceae* (роды *Magnolia, Michelia*), *Chrysobalanaceae, Pittosporaceae* и многие другие.

Исходя из того, что различные формы жилкования листьев современных и ископаемых представителей сем. *Myricaceae* происходят, по нашему мнению, от сегментированной пластинки, мы сравнили по некоторым признакам листовые пластинки восковниковых и розоцветных. Поводом для такого сравнения является наличие среди розоцветных *Lyonothamnus aspleniifolius* с сегментированными метамерами. В результате такого сравнения можно выделить сходные типы не только по характеру жилкования, но и по форме пластинки листа. Так, полиброхидодромное жилкование характерно и для *Myrica sapida* (табл. II, *14*) и для *Lindleya obovata* и *Rhaphiolepis umbellata, Exochorda grandiflora*. Абсолютно идентично жилкование у *Myrica serrata* и *Vauquelinia corymbosa*. Сходные формы пластинки листа и типы жилкования у *Myrica longifolia* (табл. II, *9*) и у *Vauquelinia angustifolia* и *Kageneckia angustifolia*; по форме пластинки листа и типу жилкования — у *Myrica gale* и *Pyracantha crenulata*.

Подобное сравнение не оставляет у нас сомнений в том, что листовые пластинки перечисленных розоцветных могут являться дериватами сегментированного прототипа.

Преобразование пластинки листа у *Schlechterina mitostemmatoides* (из Западной Африки) является еще одним доказательством происхождения простого цельного листа с брохидодромным жилкованием от сегментированного типа. У этого вида наблюдается гетерофиллия: для перисторассеченных листьев характерно наличие сегментов. Они несколько отличной формы, чем у *Comptonia peregrina* и *Lyonothamnus aspleniifolius*. Синусы не доходят до средней жилки, в них меньше боковых жилок и соединяются они поэтому более крупными петлями (табл. I, *г*). Цельная пластинка имеет ланцетную форму и перистое брохидодромное жилкование. На побеге встречаются также листья со слегка лопастной пластинкой или волнистым краем, т. е. мы имеем переходные формы от сегментированной пластинки к цельной. В рассмотренных нами выше примерах речь шла о сегментированном прототипе пластинки листа для различных форм перистого жилкования. Однако листья рассмотренных нами представителей отличаются рядом других признаков.

В сем. *Myricaceae* в роде *Myrica* узел 3-лакунный 3-пучковый, лист без прилистников. Учитывая, что пластинка листа сформировалась из сходного с *L. floribundus* прототипа, нам представляется, что и формирование листа в целом шло по тому же пути, т. е. путем олигомеризации ранее полимеризованной структуры. Лист у рода *Comptonia* имеет прилистники и 3-лакунный узел. Вероятно, исходным для листа этого рода также был полимеризованный прототип, дифференциация частей которого привела к образованию прилистников. Есть основания полагать, что в образовании прилистников принимала участие не одна, а три метамерные единицы, так как прилистники в роде *Comptonia* имеют пальчатое жилкование с тремя базальными жилками.

У *Schlechterina mitostemmatoides* лист без прилистников, узел 3-лакунный. Становление этого листа, с нашей точки зрения, происходило тем же путем, что и листьев в роде *Myrica* и у *Lyonothamnus floribundus*.

Как следует из приведенного сравнения, несмотря на то что у *L. floribundus* в родах *Comptonia, Myrica*, у *S. mitostemmatoides* листовая пластинка формировалась на основе единой структуры, сходной морфологии, формирование листа в целом шло различными путями и, вероятно, на основе форм с различной метамерной структурой.

Таким образом, сравнительное изучение морфологических особенностей листовых пластинок с учетом их жилкования у современных и ископаемых представителей сем. *Myricaceae* позволяет предполагать в качестве прототипа цельной пластинки листа с различными формами перистого жилкования сегментированную пластинку листа *Comptonia*-типа. Наличие среди розоцветных видов, у которых метамер листа гомологичен пластинке листа рода *Comptonia*, побудило к сравнению типов жилкования листовых пластинок у восковниковых и розоцветных. Формы пластинок листа и типы жилкования розоцветных, конвергентные таковым у восковниковых, позволяют предполагать сегментированный прототип и для простых цельных листьев с различными формами перистого жилкования, и для розоцветных.

В свете установления первичности сегментированной пластинки листа по отношению к цельной *Lyonothamnus aspleniifolius* следует рассматривать в качестве самостоятельного вида.

Лист *L. aspleniifolius*, по нашему мнению, представляет собой пример проявления гомеозиса в становлении листа двудольного — явления, при котором в данном случае факторы, ответственные за формирование побега, проявились в месте заложения листа. Другой пример описан нами для листа *Chamaebatiaria millefolium* из того же подсемейства *Spiraeoideae* (Гендельс, 1990). Сравнение листьев этих двух видов показывает, что, несмотря на значительную разницу в размерах (2.5 см дл. лист у *Chamaebatiaria millefolium* и до 10 см — у *Lyonothamnus aspleniifolius*), их метамерные единицы — сегменты — гомологичны. Виды различаются характером метамерных систем: у *Chamaebatiaria millefolium* увеличено число боковых сегментов, но несколько редуцированы осевые. И в целом структура демонстрирует более высокий уровень организации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Буданцев Л. Ю. История арктической флоры эпохи раннего кайнофита. Л.: Наука, 1983. 156 с. — *Гендельс Т. В.* О природе листа *Chamaebatiaria millefolium* (Torr.) Maxim. (*Rosaceae*) // Бот. журн. 1991. Т. 76, № 3. С. 390—394. — *Жилин С. Г.* Заметки по систематике ископаемых растений. *Myricaceae* // Систематика и эволюция высших растений. Л.: Наука, 1980. С. 9—20. — *Красилов В. А.* Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений. М.: Наука, 1989. 263 с. — *Федоров Ал. А., Кирпичников М. Э., Артюшенко З. Т.* Атлас по описательной морфологии. Лист. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 303 с. — *Ettingshausen K.* Blattscelete der Dicotyledonen. Wien, 1861. 308 p. + XCV Taf. — *Givulescu R. Aenigmatophyllum gothanii* (Krestew) Hartuny u. Gothan dans la flore fossile de Routanie et son affiniti au taxon recent *Lyonothamnus (Rosacées)* // Rev. Palaeobot. and Palynol. 1982. Vol. 36, N 3/4. P. 375—378. — *Krussmann G.* Hand buch der Laubgeholze. B. 2. Berlin; Hamburg: Verlag P. Parey, 1977. 486 p. — *Mouton J. A.* Architecture de la nervation foliaire // C. R. 92 Congr. Soc. sav., Sci., 3. 1967. P. 165—176. — *Sattler R.* Homeosis in plants // Amer. J. Bot. 1989. Vol. 75, N 10. P. 1606—1617. — *Zhilin S. G.* History of the development of the temperate forest flora in Kazakhstan, USSR from the oligocene to the early miocene // Bot. rev. 1989. Vol. 55, N 4. P. 205—330.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР
Ленинград

Получено 15 X 1990

SUMMARY

The double pinnatifid-splitted leaf of *Lyonothamnus aspleniifolius* is typical of homeosis manifestation, when the factors responsible for shoot formation influence the leaf formation. The segment of a leaf of such type together with the segmented leaf blade in representatives of the genera *Comptonia* and *Schlechterina*, can be regarded as the initial structure in the evolution of a simple leaf with various forms of pinnate venation, which is widely distributed in different phyla of dicotyledons.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.331.2 : 582.835.2
© 1991 г.

В. В. Украинцева

ПАЛИНОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ РОДА *CISTUS* (*CISTACEAE*)

V. V. UKRAINTSEVA. THE PALYNOLOGICAL STUDY OF THE GENUS *CISTUS* (*CISTACEAE*)

Представлены результаты изучения в световом и сканирующем электронном микроскопах пыльцы 13 видов рода *Cistus*. Детальные описания пыльцы иллюстрированы микрофотографиями, а некоторые и микрографиями. Охарактеризованы выявленные в пределах рода 2 типа пыльцы, соответствующие 2 подродам, выделяемым систематиками. Показано, что пыльца почти всех изученных видов достаточно хорошо различается между собой и в случае находок в ископаемом состоянии может быть вполне надежно определена до ранга подтипа (подрода) и даже до ранга вида.

Cistus L. (ладанник) — род типично средиземноморский. Он включает 17 видов кустарников и полукустарников, наибольшее число из них (14) встречается в Марокко. В Средиземноморье *Cistus* является характерным компонентом маквиса наряду с дикой фисташкой, земляничным деревом и тимьяном.

Во флоре СССР (Юзепчук, 1949) этот род представлен 2 дикорастущими видами: *Cistus tauricus* C. Presl (Крым, Кавказ) и *C. salviifolius* L. (Кавказ).

C. tauricus — вечнозеленый кустарник до 1 м выс. В естественных условиях *C. tauricus* произрастает в виде подлеска под пологом леса или возле отдельных групп деревьев и больших кустарников. Как в Крыму, так и на Кавказе его распространение очень ограничено. В Крыму он занимает прибрежную зону от Фароса до Алушты, поднимаясь до выс. 300 м над ур. м. На Кавказе его ареал приурочен к двум округам Колхидской провинции — Абхазскому и Аджарскому, где он встречается также в виде подлеска в разреженных широколиственных лесах нижнего пояса гор.

Ладанник — весьма засухоустойчивое растение. Он произрастает на каменистых почвах, осыпях и в расщелинах скал, но при условии, что поверхностный слой почвы рыхлый, богатый неразложившимися органическими остатками. На голых и тяжелых глинистых почвах без лесной подстилки многолетние кусты *Cistus*, а тем более молодой самосев, попадаются очень редко.

C. salviifolius — вечнозеленый ветвистый кустарник 20—40 см выс. Ареал его ограничен на Кавказе тремя округами Колхидской провинции — Абхазским, Аджарским и Кутаисским,[1] где он произрастает в нижнем горном поясе среди кустарников и по опушкам. В Крыму *C. salviifolius* встречается лишь в культуре.

И. В. Палибин (1903) считал, что *C. salviifolius* является на Кавказе одним из представителей ныне угасающей понтической растительности и в прошлом был распространен в этом регионе более широко.

Ископаемые остатки представителей сем. *Cistaceae* были впервые найдены в XX в. в среднеолигоценовых отложениях Пруссии. В янтароносных песках Земланда были обнаружены плоды, которые Conwentz описал как *Cistinocarpum roemeri* Conw. (цит. по: Палибин, 1903). Кроме того, по отпечаткам листьев из олигоценовых отложений у Франкфурта R. Ludwig определил и описал 2 вида *Cistus* — *C. beckerianus* R. Ludw. и *C. lanceolatus* R. Ludw. В отложениях того же возраста к северу от Монтбауэра в копях Дернбаха (Dernbach) были найдены плоды, которые тот же автор описал как *Cistus rostratus* R. Ludw. (цит. по: Палибин, 1903). Совсем недавно в составе флоры Мангюса в Армении обнаружен один отпечаток цельнокрайнего листа удлиненно-продолговатой формы, сохранившийся неполностью. По своей форме, жилкованию и мощной средней жилке он очень близок к листьям *Cistus*, и особенно *Cistus ladoniferus* Stokes (Тахтаджян, Кутузкина, 1986). Эта первая на Кавказе находка подтверждает мнение Палибина (1903) о более широком в прошлом распространении представителей рода *Cistus* в этом регионе.

---

[1] Согласно районированию, принятому во «Флоре Кавказа» (1962).

Ископаемая пыльца представителей этого рода мне известна пока только из двух районов, значительно удаленных друг от друга. Первый из них — окр. Старых Гливиц в Верхней Силезии, Польша. Здесь в бугловских слоях, датируемых средним миоценом, найдена пыльца *Cistus* sp. Второй район — окр. дер. Биберово в Ивановской обл., где в отложениях, датируемых оптимумом одинцовского межледниковья (Q_{II}^{od}), была обнаружена (Калугина, 1969) и мною определена и описана пыльца *Cistus tauricus* C. Presl (Украинцева, 1977). Эта пока единственная и достоверная на территории Русской равнины находка со всей очевидностью свидетельствует о том, насколько широко простирался ареал этого вида в среднем плейстоцене к северу и как сильно сократился он к настоящему времени.

Cistus относится к трибе *Cisteae* Spach и подтрибе *Cistinae* Spach (Dansereau, 1936—1939). P. Dansereau, следуя W. Grosser (1903) и E. Janchen (1925), подразделяет *Cistus* на 2 подрода — *Erythrocistus* (Dun.) Willk. с секциями *Macrostylia* Willk. (*C. symphytifilius* Lam., *C. osbeckiefolius* Webb. et Christ.), *Erythrocistus* Dun. (*C. albidus* L., *C. crispus*, *C. heterophyllus* Desf., *C. vilosus* L.), *Ledonella* Spach (*C. parviflorus* Lam.) и *Leucocistus* Willk. с секциями *Stephanocarpoidea* Rouy et Fouc. (*C. varius* Pourr.), *Stephanocarpus* (Spach) Gren. et Godr. (*C. monspeliensis* L.), *Ledonia* Dun. (*C. hirsutus* Lam., *C. salvifolius* L., *C. populifolius* L.), *Ladanium* (Spach) Gren. et Godr. (*C. laurifolius* L., *C. ladaniferus* L.), *Halimioides* Willk. (*C. munbyi* Pom., *C. libanotis* L., *C. bourgeanus* Coss.).

Пыльца представителей обоих этих подродов (6 видов подрода *Erythrocistus* и 7 видов подрода *Leucocistus*) исследована мною на световом (СМ) и сканирующем электронном (СЭМ) микроскопах. Для ее обработки использовался ацетолизный метод G. Erdtman (1952).

Сведения о морфологии пыльцы некоторых видов *Cistus* можно найти в работах: Erdtman, 1952; Jean, Pons, 1963; Heydacker, 1963; Культина, 1966; Куприянова, Алешина, 1972. Наиболее полным является исследование M.-T. Jean и A. Pons (1962), где приведены описания и рисунки 10 видов ладанника.

Cistus — ладанник

Пыльцевые зерна трехбороздно-оровые, от почти сфероидальных или слегка сплющенно-сфероидальных до продолговато-сфероидальных, P/E[2] 0.93—1.33. Борозды более или менее длинные, апокольпиум 5—21 мкм; оры, как правило, поперечно вытянутые или почти округлые. Экзина на экваторе (1.3—2.7 мкм) почти вдвое тоньше, чем на полюсах (2.5—5.0 мкм); скульптура сетчатая, от мелко- и среднесетчатой до крупносетчатой.

Проведенные автором исследования морфологических особенностей пыльцы ладанников позволили установить в пределах рода 2 подтипа пыльцевых зерен: Erythrocistus и Leucocistus, соответствующие 2 подродам. Исключение составляют 2 вида — *C. parviflorus* и *C. varius*, палинологическая характеристика которых не соответствует их систематическому положению. Так, пыльцевые зерна *C. parviflorus*, выделяемого в самостоятельную секцию *Ledonella* (подрод *Erythrocistus*), резко отличаются от пыльцы других видов этого подрода крупносетчатой скульптурой экзины и отсутствием паракольп.[3] На этом основании они отнесены к подтипу Leucocistus (табл. II, *1—3*). Пыльцевые зерна *C. varius*, относимого к подроду *Leucocistus*, по характеру скульптуры экзины и, особенно, по наличию параколып несомненно тяготеют к подтипу Erythrocistus.

---

[2] Здесь и далее: P — полярная ось, E — экваториальный диаметр.

[3] Утонченные части экзины, сопутствующие бороздам (Культина, 1970).

Необходимо отметить, что в строении пыльцевых зерен видов, относимых к подроду *Erythrocistus*, заметны различия, соответствующие его секционным подразделениям. Виды *C. albidus*, *C. crispus*, *C. heterophyllus* и *C. tauricus* (*C. villosus* L.) из секции *Erythrocistus*, имеющие продолговато-сфероидальные пыльцевые зерна средних размеров с отчетливо выраженными паракольпами и мелкосетчатой скульптурой экзины (табл. I, *4—15*), здесь наиболее обособлены. Весьма обособлена по палинологическим данным и секция *Macrostylia*, представленная 2 видами — *C. symphytifolius* (табл. I, *1—3*) и *C. osbeckiefolius*.

В подроде *Leucocistus* не удалось установить отличий между пыльцой представителей секций *Stephanocarpus* и *Ledonia*. Напротив, пыльцевые зерна видов секции *Ladanium* выделяются довольно значительно булавовидным характером головок столбиков и крупными угловатыми ячеями сетки экзины. Из секции *Halimioides*, к которой отнесено 3 вида, нами исследована пыльца только 1-го вида — *C. bourgeanus*. По своему строению она очень близка пыльце видов секции — *Ladanium*, с которой ее сближает более продолговатая форма и крупносетчатый характер скульптуры экзины.

Важно отметить сходство пыльцы *Cistus* с пыльцой близкого ему рода *Halimium* (Dunal.) Spach. Причем пыльцевые зерна исследованных мною представителей рода *Halimium* настолько сходны с зернами *Cistus*, особенно с представителями секции *Halimioides*, что затруднительно указать признаки, по которым бы они отличались.

Палинологически прослеживаются связи *Cistus* и с родом *Helianthemum* Mull. Наибольшее сходство с этим родом обнаруживают представители из подрода *Erythrocistus*, секция *Erythrocistus*. Оно заключается в форме и размерах пыльцевых зерен, а также в мелкосетчатом характере скульптуры экзины. Основными признаками, позволяющими отличать пыльцу представителей секции *Erythrocistus* рода *Cistus* от *Helianthemum*, являются отчетливо выраженные экваториально вытянутые крупные оры и довольно характерные очертания пыльцевых зерен в полярном положении (Культина, 1970а, б; Украинцева (Культина), 1976). Заметим, что эти более отдаленные связи подтверждаются и цитологическими данными. Представители рода *Cistus* имеют 2n=18 хромосом, тогда как у представителей рода *Helianthemum* 2n=20, 22 (Darlington, Wilye, 1955).

Подтип I. Erythrocistus

Пыльцевые зерна продолговато-сфероидальные. P=37—52 мкм, E=33—45 мкм, P/E 1.10—1.33. Паракольпы выражены более или менее отчетливо. Ячеи сетки мелкие — 1.0—2.5 мкм.

1. *C. symphythifolius* Lam. (табл. I, *1—3*). Пыльцевые зерна сфероидальные или почти сфероидальные; в очертании с экватора округлые или широкоэллиптические, с полюса — треугольно-округлые. P=52—58 мкм, E=46—55 мкм; P/E 1.10—1.15. Оры поперечно вытянутые, размером 6.7 × 12.0—7.8 × 9.0 мкм, иногда почти округлые, либо слабо продольно вытянутые. Борозды длинные, от почти щелевидных до довольно широких — 4 мкм. Апокольпиум 8—12 мкм. Экзина у полюсов (1.9—2.5 мкм) несколько тоньше, чем на экваторе (2.1—3.6 мкм); скульптура сетчатая, ячеи сетки средних размеров. Край пыльцевых зерен ровный; цвет светло-желтый. Исследованный образец. France, La Palma, 1901, J. Börnmuller. (LE).

Распространение. Канарские о-ва, Европа.

Примечание. Слабо или слегка деформированные пыльцевые зерна составляют 15—18%.

2. *C. albidus* L. (табл. I, *4—6*). Пыльцевые зерна продолговато-сфероидальные, в очертании с экватора широкоэллиптические, с полюса — треугольно-

округлые. P=41—50 мкм, E=39—45 мкм; P/E 1.10—1.12. Оры крупные, размером 4.0 × 8.0—6.0 × 7.5 мкм. Борозды длинные, широкие — 1.3—2.7 мкм. Апокольпиум 8—10 мкм. Экзина толстая, 2.0—2.5 мкм; скульптура мелкосетчатая. Край пыльцевых зерен ровный; цвет светло-желтый.

Исследованный образец. Pyrenees or., Sorede, 1900, L. Conill (LE).

Распространение. Западные районы Средиземноморья.

Примечание. Деформированные пыльцевые зерна отмечены единично.

3. C. *crispus* L. (табл. I, *13—15*). Пыльцевые зерна продолговато-сфероидальные, в очертании с экватора — эллиптические, с полюса — треугольно-округлые. P=37—39 мкм, E=33—37 мкм, P/E 1.10—1.20. Оры широкоовальные, поперечно вытянутые, реже округлые, размером 3.8 × 7.5 — 7.6 × 7.1 мкм. Борозды длинные, у экватора часто щелевидные, оканчиваются клиновидно. Апокольпиум 5—8 мкм. Экзина тонкая — 1.0—1.5 мкм; скульптура мелкосетчатая. Край пыльцевых зерен ровный; цвет желтый.

Исследованный образец. Pyrenees or., Sorede, 1900, L. Conill (LE).

Распространение. Средняя Франция, Испания, Сев. Африка.

Примечание. Деформированные пыльцевые зерна встречаются редко.

4. C. *heterophyllus* Desf. (табл. I, *7—9*). Пыльцевые зерна продолговато-сфероидальные, в очертании с экватора — эллиптические, с полюса — треугольно-округлые. P=45—52 мкм, E=40—43 мкм, P/E 1.10—1.26. Оры поперечно вытянутые, иногда почти округлые, размером 4.0 × 6.3—6.3 × 8.4 мкм. Борозды очень длинные, иногда сливаются у полюсов (syncolpate; Erdtman, 1952); из 10 пыльцевых зерен 5 слитнобороздных. Апокольпиум 5—7 мкм. Экзина у полюсов (1.5—2.0 мкм) тоньше, чем на экваторе (2.3—2.9 мкм); скульптура мелкосетчатая. Край пыльцевых зерен ровный; цвет темно-желтый.

Исследованный образец: Algeria. Herb. Munby (LE).

Распространение. Испания, Алжир, Марокко.

Примечание. Преобладают объемные, без каких-либо дефектов пыльцевые зерна.

5. C. *tauricus* C. Presl (табл. I, *10—12*). Пыльцевые зерна продолговато-сфероидальные, в очертании с экватора — эллиптические, с полюса — треугольно-округлые. P=46—52 мкм, E=37—40 мкм, P/E 1.15—1.33. Оры крупные, поперечно вытянутые, размером 4.2 × 7.3—5.0 × 10.0 мкм. Борозды длинные, у экватора щелевидные, оканчиваются клиновидно. Апокольпиум 7—10 мкм. Экзина у полюсов (1.9—2.2 мкм) тоньше, чем на экваторе (2.3—3.4 мкм); скульптура мелкосетчатая. Край пыльцевых зерен ровный; цвет светло-желтый.

Исследованный образец. Крым, мыс Мартьян, 1951, Самородова. Гербарий ЛГУ.

Распространение. Южный берег Крыма, Западный Кавказ. Растет по сухим горным склонам, в разреженных широколиственных лесах и среди кустарников.

Примечание. Дефектная, смятая пыльца отмечена в количестве не более 10%.

Подтип II. Leucocistus

Пыльцевые зерна сфероидальные или почти сфероидальные. P=42—63 мкм, E=41—42 мкм, P/E 0.93—1.15. Паракольпы выражены слабо либо совсем не выражены. Ячеи сетки экзины полигональные, крупные — 2.5—5.0 мкм.

6. C. *parviflorus* Lam. (табл. II, *1—3*; III, *12—14*). Пыльцевые зерна от почти сфероидальных до слегка продолговато-сфероидальных; в очертании с экватора округлые, либо широкоэллиптические, с полюса — треугольно-округлые. P=45—50 мкм, E=42—46 мкм, P/E 1.10—1.15. Оры поперечно вытянутые, размером 3.0 × 6.7—5.2 × 7.3 мкм. Отмечены пыльцевые зерна с почти округлыми орами (6.9 × 6.5 мкм) либо слабо вытянутыми по полярной оси,

особенно для деформированных зерен. Борозды не очень длинные, но довольно широкие — 1.5—4.2 мкм. Апокольпиум 11—15 мкм. Экзина у полюсов (2.3—3.4 мкм) несколько тоньше, чем на экваторе (2.9—3.8 мкм). Ячеи сетки полигональные, средних размеров. Край пыльцевых зерен слегка волнистый; цвет темно-желтый.

Исследованный образец. Италия. Herb. Heldreich, 1881. Коллектор неизвестен (LE).

Распространение. Острова Кипр, Родос, Сицилия, Греция, Египет, Передняя Азия.

Примечание. Смятые, дефектные пыльцевые зерна составляют около 50%.

7. C. *monspeliensis* L. (табл. II, *4—6*). Пыльцевые зерна от сплющенно-сфероидальных до почти сфероидальных, в очертании с экватора — округлые, либо широкоэллиптические, с полюса — треугольно-округлые. P=42—44 мкм, E=43—48 мкм, P/E 0.91—0.97. Оры размером 3.8 × 9.4—6.1 × 8.4 мкм. Борозды от почти щелевидных до довольно широких — 1.3—2.7 мкм. Апокольпиум 10—12 мкм. Экзина у полюсов (2.1—2.9 мкм) несколько тоньше, чем на экваторе (2.5—3.6 мкм); скульптура крупносетчатая. Край пыльцевых зерен слегка волнистый; цвет желтый.

Исследованный образец. Etruria prov. di Ferenze, 1905. Adr. Fiori (LE).

Распространение. Средиземноморье.

8. C. *hirsutus* Lam. (табл. II, *10*, *11*). Пыльцевые зерна сфероидальные, либо слабо сплющенно-сфероидальные, в очертании с экватора округлые или широкоовальные, с полюса — треугольно-округлые. P=50—57 мкм, E=52—57 мкм. P/E 0.97—1.0. Оры поперечно вытянутые, размером 6.7 × 11.0 — 10.0 × 12.6 мкм. Борозды короткие, довольно широкие у экватора (1.0—6.0 мкм) и постепенно суживающиеся к полюсам, оканчиваются клиновидно. Апокольпиум 13—21 мкм. Экзина почти одинаковой толщины как у полюсов, так и на экваторе (2.5—3.4 мкм); скульптура сетчатая, средних размеров. Край пыльцевых зерен волнистый; цвет желтый.

Исследованный образец. Pl. d'Espangne, 1963, E. Borgean (LE).

Распространение. Португалия, северо-западная часть Испании, запад Франции.

9. C. *salviifolius* L. (табл. II, *7—9*; III, *10*, *11*). Пыльцевые зерна от почти сфероидальных до сплющенно-сфероидальных; в очертании с экватора — широкоэллиптические или округлые, с полюса — треугольно-округлые. P=44—55 мкм, E=46—51 мкм, P/E 0.93—1.07. Оры неясно очерченные, как поперечно, так и продольно вытянутые, реже округлые. Борозды короткие, шир. 1.1—2.9 мкм, оканчиваются клиновидно. Апокольпиум 14—21 мкм. Экзина почти одинаковой толщины у полюсов и на экваторе — 4.4 мкм; скульптура среднесетчатая, шиповатая, край пыльцевых зерен волнистый; цвет темно-желтый.[4]

Исследованный образец. Западная Грузия, окрестности Кутаиси, 1947 г., А. Кутателадзе.

Распространение. Крым, Зап. и Вост. Закавказье. В обширных районах Средиземноморья; как исключение — Канарские о-ва.

10. C. *populifolius* L. (табл. III, *1—3*). Пыльцевые зерна сфероидальные или почти сфероидальные, в очертании с экватора — широкоэллиптические, с полюса — треугольно-округлые. P=51—56 мкм, E=47—52 мкм, P/E 1.03—1.10. Оры поперечно вытянутые либо почти округлые, размером 6.0 × 8.6—8.4 × 8.2 мкм., просматриваются с трудом. Борозды длинные, шир. 1.9 —3.8 мкм. Апокольпиум 9—12 мкм. Экзина у полюсов (1.9—3.1 мкм) тоньше, чем на экваторе (2.9—4.6 мкм). Скульптура крупносетчатая, разноячеистая. Край пыльцевых зерен слегка волнистый; цвет темно-желтый.

Исследованный образец. France, Serra de Monchigue, 1848, Wellwitsch (LE).

---

[4] Пыльцевые зерна C. salviifolius, описанные Jean и Pons (1962), очень близки по основным морфологическим признакам зернам, описанным мною.

Распространение. Юг Франции, Испания, Португалия, Марокко.

Примечание. Пыльцевые зерна объемные, деформированных очень мало.

11. *C. laurifolius* L. (табл. III, *4—6*). Пыльцевые зерна слабо продолговато-сфероидальные, в очертании с экватора — эллиптические, с полюса — треугольно-округлые. P=50—55 мкм, E=43—52 мкм, P/E 1.07—1.18. Оры поперечно вытянутые размером 2.5 × 10.7—7.3 × 11.5 мкм, либо почти округлые — 6.7 × 7.1 мкм. Борозды длинные, широкие — 1.7—4.3 мкм; отмечены слитнобороздные пыльцевые зерна. Апокольпиум 6—10 мкм. Экзина у полюсов (1.4—3.4 мкм) тоньше, чем на экваторе (2.1—4.8 мкм); скульптура экзины разноячеистая (heterobrochate). Край пыльцевых зерен слегка волнистый; цвет светло-желтый.

Исследованный образец. Pyrenees-or., Sournia, 1907, Conill (LE).

Распространение. Испания, Португалия, юг Франции, Марокко, Малая Азия.

Примечание. Деформированные пыльцевые зерна составляют 15%.

12. *C. ladaniferus* L. (табл. II, *12*, *13*). Пыльцевые зерна почти сфероидальные, в очертании с экватора округлые либо широкоэллиптические, с полюса — треугольно-округлые. P=52—63 мкм, E=51—62 мкм, P/E 1.0—1.03. Оры крупные, округлые, либо поперечно вытянутые, но просматриваются с трудом. Борозды длинные, шир. 0.6—1.7 мкм, у экватора щелевидные, к полюсам расширяются. Апокольпиум 17—20 мкм. Экзина у полюсов (2.2—4.2 мкм) тоньше, чем на экваторе (3.6—5.0 мкм); ячеи сетки очень крупные, полигональные. Край пыльцевых зерен зазубренный; цвет желтый.

Исследованный образец. Algeria, d'Oran, 1852. Balansa (LE).

Распространение. Испания, Португалия, юг Франции, Алжир, Марокко.

Примечание. Пыльца исследованных экземпляров этого вида из разных районов по своей морфологии очень сходна. Преобладают объемные, без признаков деформации и недоразвитости зерна.

13. *C. bourgaeanus* Coss. (табл. III, *7—9*). Пыльцевые зерна от почти сфероидальных до слегка сплющенных, в очертании с экватора округлые либо широкоэллиптические, с полюса — треугольно-округлые. P=46.0—55.0 мкм, E=45.0—51.0 мкм, P/E 0.98—1.10. Оры поперечно вытянутые, размером 3.4 × 10.9—7.6 × 12.6 мкм. Борозды длинные, шир. 1.9—4.4 мкм, оканчиваются клиновидно. Апокольпиум 13—22 мкм. Экзина у полюсов (2.7—3.4 мкм) тоньше, чем на экваторе (2.7—4.4 мкм); скульптура крупносетчатая. Край пыльцевых зерен слегка волнистый; цвет желтый.

Исследованный образец. Hispania. Circa Gibraltar et San Roque, 1849, Baissier et Reuter (LE).

Распространение. Северо-Западная Португалия, Северо-Западная Испания.

Выводы

В пределах рода *Cistus* отчетливо выявляются пыльцевые зерна двух подтипов — подтип I. Erythrocistus и подтип II. Leucocistus, которые отвечают таксономическому подразделению рода на 2 подрода.

Наиболее обособленным является подтип Leucocistus, тогда как подтип Erythrocistus имеет больше черт сходства с пыльцой остальных представителей палиногруппы *Cistinae*, и его правомерно рассматривать как исходный для других родов подтрибы *Cistinae* (Украинцева (Культина), 1976).

Как можно предположить по структуре пыльцевых зерен, более древним из двух является подтип Leucocistus.

Палинологические данные указывают на очень близкое родство родов *Cistus* и *Halimium*, подтверждая как мнение систематиков (Hutchinson, 1959), так и цитологов (Löve, Kjellqvist, 1963 : 64) о присоединении *Halimium* к *Cistus*.

Пыльца почти всех изученных видов *Cistus* достаточно хорошо различается между собой и в случае находок в отложениях может быть определена до вида. Лишь *C. salviifolius* и *C. monspeliensis* имеют очень схожую морфологически пыльцу, в связи с чем ее видовая принадлежность может быть установлена с использованием СМ и СЭМ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Калугина Л. В. Палеоботаническая характеристика четвертичных отложений Ивановской области и ее значение для стратиграфии: Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. Л., 1969. — *Культина В. В.* Морфология пыльцы видов *Cistus* L. и *Fumana* (Dunal.) Spach, произрастающих в Советском Союзе // Значение палинологического анализа для стратиграфии и палеофлористики. М.: Наука, 1966. С. 27—29. — *Культина В. В.* Пыльца семейства *Cistaceae* Juss.: Дис. ... канд. биол. наук. Л., 1970а. 131 с. — *Культина В. В.* Пыльца семейства *Cistaceae* Juss.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1970б. 21 с. — *Куприянова Л. А., Алешина Л. А.* Пыльца и споры растений флоры Европейской части СССР. Л.: Наука, 1972. Т. 1. 169 с. — *Палибин И. В. Cistaceae* // Кузнецов Н., Буш Н., Фомин А. Flora caucasica critica. 1903. Vol. III, N 9. P. 117—145. — *Тахтаджян А. Л., Кутузкина Е. Ф.* К позднесарматской флоре Мангюса (Армянская ССР) // Проблемы палеоботаники. Л.: Наука, 1986. С. 143—149. — *Украинцева (Культина) В. В.* Морфологическая эволюция пыльцы семейства *Cistaceae* Juss. // Палинология в СССР. Статьи сов. палинологов к IV Междунар. палинолог. конф. Лакнау, Индия. М.: Наука, 1976. С. 28—29. — *Украинцева В. В.* Пыльца *Cistus tauricus* Presl. (*Cistaceae*) из отложений одинцовского межледниковья Ивановской области // Бот. журн. 1977. Т. 62, № 4. С. 553—554. — *Флора* Кавказа. Баку, 1962. Т. 6. 424 с. — *Юзепчук С. В. Cistaceae* // Флора СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1949. Т. 15. С. 327—349. — *Darlington C. D., Wilye A. P.* Chromosome atlas of flovering plants. London: Allen and Unwin, 1955. 520 p. — *Densereau P. M.* Monographia du genre *Cistus* L. // Boissera, 1936—1939. Fasc. 1—4. Geneve. P. 7—90. — *Erdtman G.* Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. Wiksell, 1952. P. 112—113. — *Grosser W. Cistaceae* // Engler A. Das Pflanzenreich. Leipzig, 14 IV 1903. S. 1—161. — *Löve A., Kjellqvist E.* Chromosome numbers of some Iberian *Cistaceae* // Portug. acta biol. Sér. A. Vol. 8, N 1—2. 1963—64 (1964). C. 69—80. — *Hutchinson J.* The families of flowering plants arrenged according to a new system based on probable phylogeny. Dicotyledons. Oxford: Clarendon press, 2-d ed. Vol. 1. 1959. P. 206—207. — *Heydacker F.* Les types polliniques dans la famillie des Cistaceae // Pollen et Spores. 1963. Vol. 5, N 1. P. 41—49. — *Janchen E. Cistaceae* // Engler A., Prantl K. (eds). Die Natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig: Engelman, 2-d ed., 1925. S. 289—313. — *Jean M. T., Pons A.* Une clef de détermination palynological pour les Cistaceae, de la flora de France // Naturalia monspeliensis. Sér. bot. 1962. Fasc. 14. P. 87—92.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР
Ленинград

Получено 2 III 1990

УДК 582.734(479.24)
© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 7

Т. А. Касумова

О ЗАБЫТОМ ВИДЕ РОДА *CRATAEGUS* (*ROSACEAE*)

T. A. KASUMOVA. ON THE FORGOTTEN SPECIES OF THE GENUS *CRATAEGUS* (*ROSACEAE*)

Восстанавливается для флоры Азербайджана *Crataegus atrofusca*. Приводится новая номенклатурная комбинация.

Изучая боярышники Азербайджана, мы обнаружили растение, явно относящееся к секции *Pentagynae* Schneid., но по целому ряду признаков отличающееся от *Crataegus pentagyna* Waldst. et Kit. — единственного представителя этой секции, известного в настоящее время для флоры республики.

При дальнейшем ознакомлении с гербарным материалом боярышников Азербайджана в Ленинграде (LE) мы обратили внимание на образец, определенный А. И. Поярковой как *C. atrofusca* C. Koch. По совокупности признаков мы сочли возможным отнести наше растение именно к этому виду.

Вид *C. atrofusca* был выделен Х. Х. Стевеном, который обозначил этим названием гербарные образцы черноплодного боярышника, собранные в Судаке (Крым). Позже название *C. atrofusca* Stev. было опубликовано в работах Р. Ф. Гогенакера (Hohenacker, 1838) и Г. С. Карелина (Karelin, 1839). Оба упомянутых автора привели это название как nomen nudum, не сопроводив его необходимым описанием. Диагноз вида, основываясь на гербарных образцах Стевена из Крыма, впервые дал C. Koch (1862), рассматривая его, однако, как и многие другие виды боярышников, в составе рода *Mespilus* L. Поэтому употребление названия «*Crataegus atrofusca*» с авторством C. Koch, как это сделано В. М. Косых (1972), является ошибочным. Мы предлагаем здесь новую номенклатурную комбинацию для этого вида.

Crataegus atrofusca **(C. Koch) Kassumova comb. nov.** — *Mespilus atrofusca* C. Koch, 1862, Wochenschr. Gartn. 5, 50 : 400. — *Crataegus atrofusca* Stev. ex Hohen. 1838, Enum. Talysch. : 130, nom. nud.; Kar. 1839, Bull. Soc. Nat. Moscou, 12 : 154, nom. nud.; Косых, 1972, Опр. высш. раст. Крыма : 221, cum auct. C. Koch.

Как уже упоминалось, *C. atrofusca* для флоры Кавказа впервые привел Р. Ф. Гогенакер (1838), указав его в списке дополнений к флоре окрестностей Гянджи. А. И. Пояркова (1939) первоначально не признала самостоятельность этого вида, отнеся его в синонимы к *C. pentagyna* Waldst. et Kit. В дальнейшем, судя по ее более поздним определениям в гербарии (LE), она изменила свою точку зрения в пользу его самостоятельности.

Авторы обработок рода *Crataegus* для флоры Кавказа (Гроссгейм, 1952; Прилипко, 1954) рассматривали этот боярышник в качестве разновидности *C. pentagyna*.

С нашей точки зрения, *C. atrofusca* хорошо отличается от *C. pentagyna* полным отсутствием опушения, крупными (8—10 мм диам.) плодами с развитой мякотью и с приподнято-отогнутыми чашелистиками.

Распространение вида в Азербайджане: Закатальский, Ханларский р-ны, НКАО, Зангеланский, Ленкоранский р-ны.

Изученные экземпляры: Елизаветпольская губ. и уезд, ущелье Кюракчай выше с. Чайкенд, 2 VIII 1912, Шелковников (sub. *C. pentagyna*) (LE); Transcaucasica Azerb. prov. Gandzha, distr. Agdam, prope oppidium Bardy, in silva, 6 VII 1927, Prilipko (sub. *C. pentagyna*) (LE); distr. Agdam, steppa Karabach, inter p. p. Chinziristan et Bardy, in silva, 8 V 1928. Prilipko (sub. *C. pentagyna*) (LE); distr. Zangelan, pr. pagum Bartaz, in silva, 21 VII 1932, Karjagin (sub. *C. pentagyna*) (LE); Азербайджан, г. Ганджа, окр. с. Чайкенд, левый берег р. Акал, 26 IX 1937, Пояркова (sub. *C. pentagyna*) (LE); Закатальский р-н, по дороге из Закаталы в с. Маков, 17 X 1979, Касумова (BAK); Ленкоранский р-н, окр. с. Рво, в лесу, 29 X 1980, Касумова (BAK).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гроссгейм А. А. Род *Crataegus* L. — боярышник // Флора Кавказа. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. Т. 5. С. 39—44. — *Косых В. М. Crataegus* L. — боярышник // Определитель высших растений Крыма. Л.: Наука, 1972. С. 393—400. — *Пояркова А. И.* Боярышник — *Crataegus* // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. Т. 9. С. 416—468. — *Прилипко Л. И. Crataegus* L. — боярышник // Флора Азербайджана. Баку: Изд-во АН АзербССР, 1954. Т. 5. С. 66—78. — *Hohenacker R. F.* Enumeratio plantarum quas in itinere per provinciam Talysch collegit R. Fr. Hohenacker. Moskau, 1838. 148 S. — *Karelin G. S.* Enumeratio plantarum quas in Turcomania et Persia boreali legit G. Karelin // Bull. Soc. Imp. Nat. Mosc. 1839. T. 12, N. 2. P. 141—147. — *Koch C.* Die Mispel und Dornarten (*Mespilus* und *Crataegus*) (fortzetzung). Wochenschr. Gartnar. Jahrg. 5, N 50. 1862. S. 393—400.

Институт ботаники
АН АзербССР
Баку

Получено 28 IX 1990

УДК 582.739.7(479)

© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 7

Ю. Р. Росков

CHRYSASPIS DUBIA (*FABACEAE*) НА КАВКАЗЕ

Yu. R. ROSKOV. *CHRYSASPIS DUBIA* (*FABACEAE*) IN THE CAUCASUS

Приводятся новые сведения о местонахождениях средиземноморско-европейского вида *Chrysaspis dubia* на территории Кавказа.

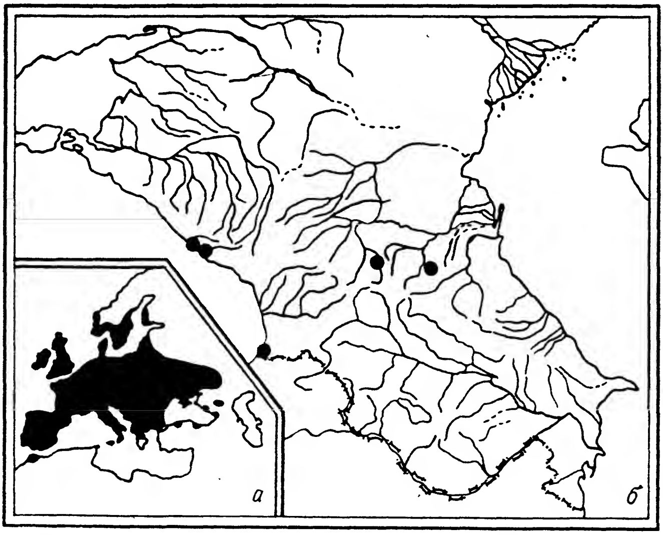
В литературных источниках, посвященных флоре Кавказа в целом или отдельных его регионов, существуют различные точки зрения в отношении произрастания на Кавказе *Chrysaspis dubia* (Sibth.) Desv. (=*Trifolium dubium* Sibth.). В таких крупных сводках, как 2-е издание «Флоры Кавказа» (Гроссгейм, 1952), «Флора Северного Кавказа» (Галушко, 1980), в специальных монографических исследованиях рода клевер (Халилов, 1970; Магулаев, 1990) и трибы клеверных (Лачашвили, 1977) этот вид для территории Кавказа не приводится. С другой стороны, на произрастание *Ch. dubia* в Абхазии указывают А. А. Колаковский (1948, 1985) во «Флоре Абхазии» и С. Я. Тер-Хачатурова (1949) в 1-м издании «Флоры Грузии». Однако во 2-м издании «Флоры Грузии» И. Я. Лачашвили (1981) пришел к выводу, что указываемый для Грузии *Trifolium dubium* на самом деле является неправильно определенным *T. micranthum* Viv. и, следовательно, должен быть исключен как из флоры Грузии, так и из флоры Кавказа. Не приводят *Ch. dubia* для Кавказа в пределах СССР и зарубежные авторы, анализировавшие распространение этого вида (Hossain, 1961; Hendrych, 1978; Zohary, Heller, 1984).

В процессе работы с коллекциями Гербариев Кавказа (1987—1990) нами был обнаружен целый ряд достоверных гербарных экземпляров *Ch. dubia*:

Prope opp. Suchum in monte Trapezia, 12 V 1917, Minin, Musinsky. — Сухумский р-н, совхоз Ильич; на плантациях мандаринов, 22 IV 1936, В. Яброва. — Пицунда, к востоку от Бзыбского моста; заболоченный луг, 12 VI 1980, А. Колаковский. (Гербарий Сухумского ботанического сада).

Аджарская АССР, Батумский ботанический сад; сухие придорожные места, 3 VI 1982, 17 V 1983, А. Дмитриева. (Гербарий Батумского ботанического сада).

Чечено-Ингушская АССР, окр. с. Беной, 19 IX 1988, А. Магулаев. (Личный гербарий А. Ю. Магулаева, г. Ставрополь).



Ареал *Chrysaspis dubia* (*а*) (по: Hendrych, 1978, с изменениями) и распространение *Ch. dubia* на Кавказе (*б*).

Северо-Осетинская АССР, в 3 км к югу от г. Орджоникидзе; лесная опушка, 11 VI 1989, Е. Николаевская. (LE, дублет в личном гербарии Е. В. Николаевской, г. Владикавказ).

Судя по синантропному характеру местообитаний собранных растений, этот вид для флоры Кавказа является заносным. Ареал вида *Ch. dubia* и его местонахождения на Кавказе представлены на рисунке.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Галушко А. И. Флора Северного Кавказа. Ростов-на-Дону: Изд-во Ростов. гос. ун-та, 1980. Т. 2. 351 с. — *Гроссгейм А. А.* Анализ флоры Кавказа // Тр. Ботан. ин-та. Баку, 1936. Т. 1. 260 с. — *Гроссгейм А. А.* Флора Кавказа. 2-е изд. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. Т. 5. 453 с. — *Колаковский А. А.* Флора Абхазии. 1-е изд. Сухуми: Абгиз, 1948. Т. 3. 331 с. — *Колаковский А. А.* Флора Абхазии. 2-е изд. Тбилиси: Мецниереба, 1985. Т. 3. 292 с. — *Лачашвили И. Я.* Представители трибы *Trifolieae* семейства бобовых на Кавказе: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Тбилиси, 1977. 45 с. — *Лачашвили И. Я.* *Trifolium* L. // Флора Грузии. 2-е изд. Тбилиси, 1981. Т. 7. С. 145—216. — *Магулаев А. Ю.* Об объеме рода *Trifolium* L. во флоре Северного Кавказа // Охрана, обогащение, воспроизводство и использование растительных ресурсов. Ставрополь, 1990. С. 334—337. — *Тер-Хачатурова С. Я.* *Trifolium* L. // Флора Грузии. 1-е изд. Тбилиси, 1949. Т. 5. С. 98—130. — *Халилов Э. Х.* Клевера Кавказа и их внутривидовая систематика: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Баку, 1970. — *Hendrych R.* Ein Versuch, die Arealentwicklung der Gattung *Chrysaspis* zu erlautern // Preslia. 1978. Bd 50, N 2. S. 119—137. — *Hossain M.* A revision of *Trifolium* in the Nearer East // Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh. 1961. Vol. 23, N 3. P. 387—481. — *Zohary M., Heller D.* The genus *Trifolium*. Jerusalem, 1984. 606 p.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР
Ленинград

Получено 19 XII 1990

УДК 582.683.2:581.9(479)

© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 7

В. И. Дорофеев

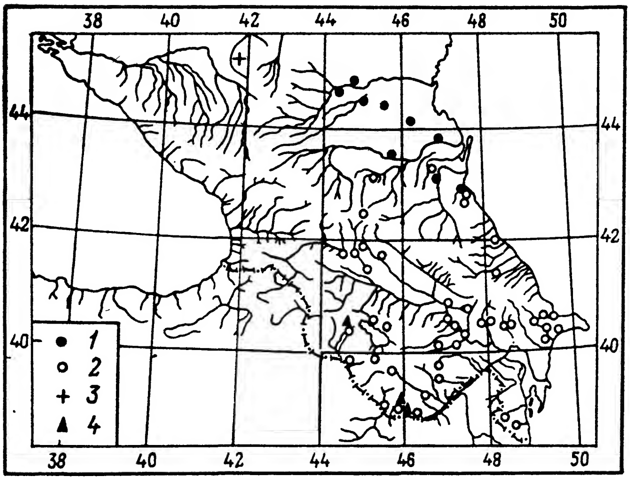
НОВЫЕ ДЛЯ КАВКАЗА ВИДЫ ИЗ СЕМЕЙСТВА *BRASSICACEAE*

V. I. DOROFEEV. THE NEW FOR THE CAUCASUS SPECIES FROM THE *BRASSICACEAE* FAMILY

Впервые для Кавказа указываются *Erysimum ucranicum* и *Barbarea integrifolia*. Восстановлен видовой статус *Erysimum versicolor*. Представлены точечные карты распространения на Кавказе упомянутых видов и *Erysimum leucanthemum*.

Erysimum versicolor (Bieb.) Andrz. не является редким растением для Кавказа. В 1808 г. во 2-м томе «Flora Taurico-Caucasica» F. M. Bieberstein описал этот вид из восточных районов Предкавказья, т. е. его упоминание в настоящей статье не является первым для Кавказа. В 1904 г. Б. А. Федченко счел возможным свести *E. versicolor* в синонимы к *E. leucanthemum* (Steph.) B. Fedtsch.

Последние исследования показали, что *E. versicolor* имеет ряд существенных отличительных признаков, говорящих в пользу его самостоятельности (Дорофеев, 1988). Упомяну лишь некоторые из них: листья *E. versicolor* покрыты 2-, 3-раздельными волосками, стеблевые листья линейные, прикорневые — струговидно рассечены на достаточно крупные зубцы и образуют розетку. Листья же *E. leucanthemum* покрыты 3-, 4-, 5-раздельными волосками, у стеблевых листьев пластинка широкая, иногда имеется черешок. Кроме того, *E. versicolor* распространен в степных районах Средней Азии, европейской части СССР и достигает юга Восточного Предкавказья. А *E. leucanthemum* главным образом представлен в Северном Иране, в восточных и южных районах Закавказья. Северная же граница распространения проходит по южным районам Восточного



Карта распространения *Erysimum versicolor* (*1*), *E. leucanthemum* (*2*), *E. ucranicum* (*3*), *Barbarea integrifolia* (*4*) на Кавказе.

Предкавказья (см. рисунок, *1*, *2*). Таким образом, ареалы этих видов почти не перекрываются.

Другой вид этого рода — *E. ucranicum* J. Gay морфологически очень напоминает *E. versicolor*, однако его стеблевые листья покрыты 3-, 4-раздельными волосками, плоды не цилиндрические, как у *E. versicolor*, а 4-гранные и покрыты двураздельными волосками. *E. ucranicum* в СССР указывался для степных районов Украины и отмечен для Болгарии (Gay, 1842; Дорофеев, 1986, 1988).

В 1989 г. растения этого вида были собраны сотр. Зоологического института АН СССР Б. А. Коротяевым в западной части Ставропольского края: Ставропольский край, 5 км северо-восточнее пос. Изобильного, степь, 10 VI 1989, Б. А. Коротяев (LE!) (см. рисунок, *3*).

Barbarea integrifolia DC. приводится во «Флоре Кавказа» А. А. Гроссгеймом (1950) на случай нахождения его в Закавказье, поскольку он отмечался в примыкающих к Кавказу территориях Турции. *B. integrifolia* обладает достаточно четкими морфологическими признаками вегетативных органов: верхние стеблевые листья сидячие, стеблеобъемлющие, цельнокрайные, средние с хорошо выраженными ушками, черешком и цельнокрайной пластинкой листа.

В Гербариях Ленинграда (LE) и Тбилиси (TBI) было обнаружено 4 листа этого вида: Алагез, р. Дали-Чай, дно ущелья близ водопада, 2600 м, 7 VII 1932, Е и Н. Буш (LE! TBI!); Transcaucasia, Nachrespublica, inter m. Choshludagh et Urchur-dagh, ad rivam, 21 VIII 1933, I. Karjagin et I. Isaev (LE!); Капутжих, 15 VI 1871, G. Radde (TBI!) (см. рисунок, *4*).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. 2-е изд. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. Т. 4. 333 с. — *Дорофеев В. И.* Конспект рода *Erysimum* L. (*Brassicaceae*) во флоре европейской части СССР // Нов. сист. высш. раст. 1986. Т. 23. С. 61—67. — *Дорофеев В. И.* Конспект рода *Erysimum (Brassicaceae)* Кавказа // Бот. журн. 1987. Т. 72, № 11. С. 1533—1543. — *Дорофеев В. И.* Род *Erysimum* L. европейской части СССР и Кавказа: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1988. 22 с. — *Федченко Б. А.* Флора Западного Тянь-Шаня // Тр. импер. СПб. Ботан. сада. 1904. Т. 23, вып. 2. С. 249—532. — *Bieberstein F. M.* Flora Taurico-Caucasica. Charkouiae, 1808. Т. 2. 478 p. — *Gay J.* Erysimorum Guorumdam Novorum Diagnoses. Parisiis, 1842. 16 p.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР
Ленинград

Получено 20 II 1991

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.26
© 1991 г.

И. Ю. Костиков

CHLOROMONAS ANTRORUM (*VOLVOCALES, CHLOROPHYTA*) – НОВЫЙ ВИД ИЗ ПЕЩЕР ГОРНОГО КРЫМА

I. Yu. KOSTICOV. *CHLOROMONAS ANTRORUM* (*VOLVOCALES, CHLOROPHYTA*), A NEW SPECIES FROM CAVES OF THE MOUNTAIN CRIMEA

Описывается новый вид зеленых водорослей *Chloromonas antrorum* из пещер Горного Крыма.

При изучении наземных водорослей некоторых пещер на плато Чатыр-Дага (Горный Крым) мы обнаружили интересную водоросль из рода *Chloromonas* Gobi emend. Wille, которая оказалась новым для науки видом. Приводим ее диагноз и рисунки.

Chloromonas antrorum Kost. sp. nov.

Cellulae ellipticae et elliptico-cylindricae, interdum forma subirregulares, membrana tenui levi, protoplasto semper adhaerente, extremitate anteriore rostellum late convexum praeleente. Flagella cellula sesqui longiora. Chloroplastus parietalis in partes numerosas (50—90) discoideas et rotundato-polygonales isolatas dissectus. Stigma anterius late ellipticum vel orbiculare, lucide rubrum, magnum (diametro segmenti protoplasti medio 1.2—1.5 plo longius). Nucleus medio cellulae situs vel anterius subremotus. Vacuolae pulsantes 2, in parte cellulae anteriore positae.

Reproductio protoplasti divisione, zoosporis 4 formantibus. Processus sexualis isogamus.

In statu palmelliformi cellula eflagellata, capsula mucosa crassa (ad 5 mkm crassa) vestita, ceterum morphologiam cellularum monadicarum praebet.

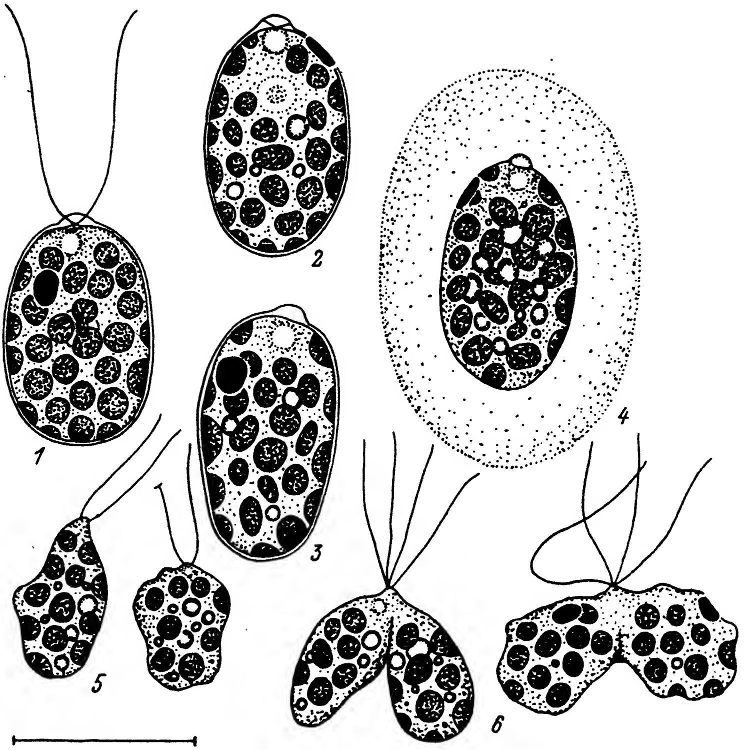
Dimensiones: longitudo cellularum 10.0—13.4 mkm, latitudo earum 7.0—9.0, proportione 1.3—1.8.

Typus: in solo fundi putei (aditi Cavernae carsticae) КЭ-19, planities elata Czatyrdagh (Crim, Ucraina) lg. 15 V 1983, I. Kostikov.

Iconotypus: fig., *1*.

Клетки эллипсоидные и эллипсоидно-цилиндрические, иногда слегка неправильной формы. Клеточная оболочка тонкая, гладкая, всегда прилегает к протопласту, на переднем конце образует широковыпуклый носик. Длина жгутиков в 1.5 раза превышает длину клетки. Хлоропласт пристенный, рассечен на множество изолированных друг от друга частей (50—90) дисковидной и округло-полигональной формы. Стигма передняя, широкоэллипсоидная или круглая, ярко-красная, большая (длина в 1.2—1.5 раза превышает средний диаметр одного сегмента хлоропласта). Ядро расположено в средней части клетки или слегка сдвинуто вперед. Пульсирующих вакуолей две, располагаются в передней части клетки.

Размножение делением протопласта с образованием четырех зооспор. Половой процесс изогамный.



Chloromonas antrorum.

1 — иконотип; *2, 3* — клетки в неподвижном состоянии; *4* — клетка в пальмеллевидном состоянии; *5* — изогаметы; *6* — копуляция изогамет. Шкала — 10 мкм (объектив 90°, апертура 1.25).

В пальмеллевидном состоянии клетка лишена жгутиков, одета толстой слизистой капсулой (до 5 мкм толщ.), в остальном сохраняет черты морфологии монадных клеток.

Длина клеток 10.0—13.4 мкм, шир. 7.0—9.0 мкм, отношение длины клеток к их ширине 1.3—1.8.

Тип: на поверхности почвы на дне входного колодца карстовой пещеры КЭ-19 на плато Чатыр-Даг (Крымская обл., УССР). Собрал 15 V 1983, И. Костиков.

Иконотип: см. рисунок, *1*.

Описанный вид наиболее сходен с *Chloromonas oleosa* (Nygaard) Gerloff et Ettl (Ettl, 1970), *Ch. variabilis* (Dangeard) Wille (Ettl, 1983), *Ch. discifera* (Pasch.) Gerloff et Ettl (Ettl, 1970), однако отличается от них меньшими размерами клеток и большой, хорошо заметной стигмой. Кроме того, от *Ch. oleosa* и *Ch. discifera* он отличается иной формой клеток, а от *Ch. oleosa* и *Ch. variabilis* — клеточной оболочкой, плотно прилегающей к протопласту. От других видов рода описанный нами вид отличается наличием тонкой гладкой оболочки, образующей на переднем конце клетки широковыпуклый носик, и хлоропластом, рассеченным на множество изолированных друг от друга частей дисковидной и округло-полигональной формы.

Chloromonas antrorum обнаружен на плато Чатыр-Даг (ок. 1300 м над ур. м.) в пробе влажной почвы, отобранной на плохо освещенной площадке дна входного колодца карстовой пещеры (глубина колодца — ок. 2 м) среди разрастаний *Mnium* sp. и одиночных особей *Ceranium robertianum* L. при температуре воздуха +15° С, pH почвенной вытяжки 7.5.

Водоросль изучалась в культуре на агаризованной среде Болда, где развивалась массово совместно с *Phormidium autumnale* (Ag.) Gom., *Chlamydomonas* sp. (в пальмеллевидном состоянии), *Chlorella protothecoides* Krüger, *Gloeobotrys* sp. с декабря 1983 по февраль 1984 г.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ettl H. Die Gattung *Chloromonas* Gobi emend. Wille // Beih. Nova Hedwigia, 1970. Bd 34. S. 1—283. — *Ettl H. Chlorophyta* I. *Phytomonadina*. Jena: G. Fischer, 1983. 807 s.

Киевский государственный университет
им. Т. Г. Шевченко

Получено 4 VI 1990

УДК 582.542.1(597)

© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 7

Нгуен То Куен

НОВЫЙ РОД, НОВЫЕ ВИДЫ И НОВЫЕ НОМЕНКЛАТУРНЫЕ КОМБИНАЦИИ ВИДОВ БАМБУКОВ (*POACEAE*, *BAMBUSOIDEAE*) ВЬЕТНАМА

NGUYEN TO QUYEN. A NEW GENUS, THE NEW SPECIES AND NEW NOMENCLATURE COMBINATIONS OF THE BAMBOO SPECIES (*POACEAE*, *BAMBUSOIDEAE*) FROM VIETNAM

Из Вьетнама описываются новый монотипный род бамбуков — *Pseudobambusa* Nguyen и 2 новых вида из родов *Sinocalamus* McClure и *Chimonobambusa* Makino. Для 12 видов бамбуков приводятся новые номенклатурные комбинации.

Pseudobambusa **Nguyen gen. nov.** — Plantae perennes; culmi lignosi, in nodis ramos 1—4 subaequilongos gerentes. Inflorescentiae generales spiciformiter paniculatae, in ramorum apicibus positae. Spiculae cylindricae, 3—4 florae, in bractearum axillis assidentes; rachilla brevis; paleae lemmatis longiores, ecarinatae. Lodiculae in numero 0—3. Stamina 6, antheris inaequilateralibus. Ovarium anguste ellipticum, stigmate trilobato, Caryopsides durae, asymmetrice oblongae.

Typus: ***P. schizostachyoides*** **(Kurz) Nguyen comb. nov.** — *Cephalostachyum schizostachyoides* Kurz, 1877, For. Fl. Brit. Burma, 2 : 565. — *Bambusa schizostachyoides* (Kurz) Kurz ex Gamble, 1896, Bamb. Brit. India : 48, tab. 44; E. G. et A. Camus, 1923, in Lecomte, Fl. Gen. Indoch. 7 : 603; Pham, 1972, Fl. Ill. S. Vietnam : 857.

Affinitas. A generibus *Bambusa* Schreb. et *Sphaerobambos* S. Dransf. culmis in nodis ramos 1—4 subaequilongos gerentibus, spiculis in bractearum axillis positis, paleis lemmatis longioribus et ecarinatis, staminibus et caryopsidibus asymmetricis differt.

Area geographica. Burma australis (insulae Andaman) et Vietnam australis (Dongnai: Baria).

Genus monotypicum.

Многолетнее растение; стебли одревесневающие, несущие в узлах 1—4 ветви почти одинаковой длины. Общие соцветия колосовидно-метельчатые, расположенные на верхушках ветвей. Колоски цилиндрические, с 3—4 цветками, сидящие в пазухах кроющих листьев; ось колоска короткая; верхние цветковые чешуи длиннее нижних, без килей. Лодикулы в числе 0—3. Тычинок 6, с неравнобокими пыльниками. Завязь узкоэллиптическая, с трехлопастным рыльцем. Зерновки твердые, асимметрично продолговатые.

Тип: *P. schizostachyoides* (Kurz) Nguyen.

Родство. От родов *Bambusa* Schreb. и *Sphaerobambos* S. Dransf. отличается стеблями в узлах с 1—4 ветвями почти одинаковой длины, колосками, расположенными в пазухах кроющих листьев, верхними цветковыми чешуями длиннее нижних цветковых чешуй и без килей, асимметричными тычинками и зерновками.

Распространение. Южная Бирма (Андаманские о-ва), Южный Вьетнам (Донгнай: Бариа).

Монотипный род.

К африканскому роду *Oxytenanthera* Munro прежде относили целый ряд южноазиатских видов бамбуков, значительно более близких к родам *Gigantochloa* Kurz ex Munro и *Dendrocalamus* Nees. В последнее время эти виды вполне обоснованно выделены в особый род *Pseudoxytenanthera* Soderstr. et Ellis, к которому принадлежат также 11 вьетнамских видов. Ниже мы приводим новые комбинации видовых названий в этом роде.

Pseudoxytenanthera nigro-ciliata **(Büse) Nguyen comb. nov.** — *Bambusa nigro-ciliata* Büse, 1854, Pl. Jungh. 1 : 389. — *Oxytenanthera nigro-ciliata* (Büse) Munro, 1868,Trans. Linn. Soc. (London) 26 : 134; E. G. et A. Camus, 1923, in Lecomte, Fl. Gen. Indoch. 7 : 613; Pham, 1972, Fl. Ill. S. Vietnam : 863.

P. albo-ciliata **(Munro) Nguyen comb. nov.** — *Oxytenanthera albo-ciliata* Munro, 1868, l. c. : 129; E. G. et A. Camus, 1923, l. c. : 614; Pham, 1972, l. c. : 863.

P. hosseusii **(Pilger) Nguyen comb. nov.** — *Oxytenanthera hosseusii* Pilger, 1906, Feddes Repert. 3 : 116; E. G. et A. Camus, 1923, l. c. : 615. — *Gigantochloa hosseusii* (Pilger) Nguyen, 1990, Бот. журн. 75, 2 : 224.

P. sinuata **(Gamble) Nguyen comb. nov.** — *Oxytenanthera sinuata* Gamble, 1896, Bamb. Brit. Ind. : 71, pl. 62; E. G. et A. Camus, 1923, l. c. : 616. — *Dendrocalamus sinuata* (Gamble) Holt. 1967, Gard. Bull. Singap. 11 : 296; Pham, 1972, l. c. : 849. — *Gigantochloa sinuata* (Gamble) Nguyen, 1990, l. c. : 224.

P. poilanei **(A. Camus) Nguyen comb. nov.** — *Oxytenanthera poilanei* A. Camus, 1921, Bull. Mus. Hist. Nat. (Paris), 1921 : 455; E. G. et A. Camus, 1923, l. c. : 613; Pham, 1972, l. c. : 863 — *Gigantochloa poilanei* (A. Camus) Nguyen, 1990, l. c. : 224.

P. parvifolia **(Brandis) Nguyen comb. nov.** — *Oxytenanthera parvifolia* Brandis, 1896, in Gamble, Bamb. Brit. Ind. : 72, pl. 63; E. G. et A. Camus, 1923, l. c. : 618; Pham, 1972, l. c. : 862 — *Gigantochloa parvifolia* (Brandis) Nguyen, 1990, l. c. : 224.

P. stocksii **(Munro) Nguyen comb. nov.** — *Oxytenanthera stocksii* Munro, 1868, l. c. : 130; E. G. et A. Camus, 1923, l. c. : 618; Pham, 1972, l. c. : 864. — *Gigantochloa stocksii* (Munro) Nguyen, 1990, l. c. : 224.

P. hayatae **(A. Camus) Nguyen comb. nov.** — *Oxytenanthera hayatae* A. Camus, 1922, Bull. Mus. Hist. Nat. (Paris), 1922 : 444; E. G. et A. Camus, 1923, l. c. : 619. — *Gigantochloa hayatae* (A. Camus) Nguyen, 1990, l. c. : 224.

P. densa **(E. G. Camus) Nguyen comb. nov.** — *Oxytenanthera densa* E. G. Camus, 1913, Bamb. Monogr. : 147, pl. 91; E. G. et A. Camus, 1923, l. c. : 623; Pham, 1972, l. c. : 864. — *Gigantochloa densa* (E. G. Camus) Nguyen, 1990, l. c. : 224.

P. dinhensis **(A. Camus) Nguyen comb. nov.** — *Oxytenanthera dinhensis* A. Camus, 1923, E. G. et A. Camus, l. c. : 620; Pham, 1972, l. c. : 864. — *Gigantochloa dinhensis* (A. Camus) Nguyen, 1990, l. c. : 225.

P. tenuispiculata **(A. Camus) Nguyen comb. nov.** — *Oxytenanthera tenuispiculata* A. Camus, 1923, l. c. : 621; Pham, 1972, l. c. : 225. — *Gigantochloa tenuispiculata* (A. Camus) Nguyen, 1990, l. c. : 225.

Sinocalamus nhatrangensis Nguyen et Vucan sp. nov. — *Bambusa stenophylla* auct. non Haeckel : Pham, 1972, l. c. : 858. — Culmi 7—9 m alt. et 2.5—3.5 cm diam. Foliorum evolutorum laminae 15—18 cm lg. et 3—4 cm lt., nervis lateralibus 7—8 jugis. Ligulae 4—5 mm lg., glabrae. Inflorescentia generalis digitata, ramis longis; ramorum internodia 1.5—10 cm lg., pubescentia. Spiculae in numero 2—5 in ramorum nodis positae, 3.5—4.5 mm lg., anguste lanceolatae, compressae, sparse pilosae, 3—4 florae; glumae parvae, ovales, acutatae; lemmata 2.5—3.5 mm lg., cymbiformia, acuta; paleae oblongae, lemmatis breviores.

Typus: Vietnam, prov. Phu khanh (Nha trang — Ninh hoa), 200 m supra meer, in sylva, 22 I 1923, Poilane N 5414 (MBHM [1]).

---

[1] Гербарий Ботанического музея в г. Хошимине.

Affinitas. A specie proxima — *S. longifimbriato* (Gamble) Nguyen vaginis foliorum evolutorum apice sine auriculis pilosis et spiculis 3—4 floris sparse pilosis differt.

Стебли 7—9 м выс. и 2.5—3.5 см диам. Пластинки развитых листьев 15—18 см дл. и 3—4 см шир., с боковыми жилками в числе 7—8 пар. Язычки 4—5 мм дл., голые. Общее соцветие пальчатое, с длинными ветвями; междоузлия ветвей 1.5—10 см дл., опушенные. Колоски расположены в числе 2—5 в узлах ветвей, 3.5—4.5 мм дл., узколанцетные, сплюснутые, редковолосистые, 3—4-цветковые; колосковые чешуи мелкие, овальные, заостренные; нижние цветковые чешуи 2.5—3.5 мм дл., ладьевидные, острые; верхние цветковые чешуи продолговатые, короче нижних цветковых чешуй.

Тип: Вьетнам, пров. Фухань (Нячанг-Нинь хоа), 200 м выше ур. м., в лесу, 22 I 1923, Пуалан № 5414 (MBHM).

Родство. От наиболее близкого вида — *S. longifimbriatus* отличается влагалищами развитых листьев на верхушке без волосистых ушек и редковолосистыми колосками с 3—4 цветками.

S. macroculmis (A. et C. Riviere) Nguyen comb. nov. — *Bambusa macroculmis* A. et C. Riviere, 1877, Bamb. : 184; E. G. et A. Camus, 1923, l. c. : 605. — *Dendrocalamus macroculmis* (A. et C. Riviere) Lehaie, 1908, Bamb. 2 : 263.

Chimonobambusa fansipanensis Nguyen et Vucan sp. nov. — Culmi 3—4 m alt. et 1—2 cm diam., in nodis inferioribus radices aëreas, in nodis superioribus ramos 3 gerentes; internodia 14—18 cm lg., subcylindrica, valde striata. Vaginae foliorum caulinorum internodiis subaequilongae, 5—7 cm lt., coriaceae, apice auriculis magnus tenuioribus, margine pilosis; ligulae 1—1.5 mm lg., glabrae, truncatae; laminae foliorum caulinorum oblongae, 4—7 cm lg. et 4—6 mm lt. Folia evoluta 3—5 in ramis posita; laminae eorum anguste lanceolatae, 8—12 cm lg. et 7—10 mm lt., supra glabrae, subtus sparse et breviter pilosae, nervis lateralibus 3—4 jugis, basi sensim angustatae et in petiolum 3—4 mm lg abeuntes; ligulae 2—2.5 mm lg., dorso pilosae; vaginae apice auriculis margine longe setosis. Inflorescentiae ignotae.

Typus: Vietnam, prov. Hoang Lien Son (Sapa), sylva montana, 30 VI 1978, Vu Van Can (HNF).

Affinitas. A specie proxima *C. angulata* (Munro) Nguyen vaginis foliorum caulinorum apice auriculis magnis et latis praeditis, ligulis foliorum evolutorum 2—2.5 mm lg. differt.

Стебли 3—4 м выс. и 1—2 см диам., в нижних узлах с воздушными корнями, в верхних — с 3 ветвями; междоузлия 14—18 см дл., почти цилиндрические, с хорошо заметными полосками. Влагалища стеблевых листьев почти равные по длине междоузлиям, 5—7 см шир., кожистые, на верхушке с крупными, тонкими, по краю волосистыми ушками; язычки 1—1.5 мм дл., голые, обрубленные; пластинки стеблевых листьев продолговатые, 4—7 см дл. и 4—6 мм шир. Развитые листья по 3—5 на ветвях; их пластинки узколанцетные, 8—12 см дл. и 7—10 мм шир., сверху голые, снизу редко- и коротковолосистые, с 3—4 парами боковых жилок, у основания постепенно суженные и переходящие в черешок 3—4 мм дл.; язычки 2—2.5 мм дл., на спинке волосистые; влагалища на верхушке с ушками, по краю длиннощетинистыми. Соцветия неизвестны.

Тип: Вьетнам, пров. Хоанг Льен Шон (Шапа), горный лес, 30 VI 1978, Ву Ван Кан (HNF).

Родство. От наиболее близкого вида *C. angulata* (Munro) Nguyen отличается влагалищами стеблевых листьев с большими и широкими ушками на верхушке и язычками развитых листьев 2—2.5 мм дл.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР
Ленинград

Получено 11 XI 1990

УДК 582.675.1(574)

© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 7

В. П. Серов

НОВЫЙ ВИД РОДА *ATRAGENE* (*RANUNCULACEAE*) ИЗ ВНУТРЕННЕЙ МОНГОЛИИ (КНР)

V. P. SEROV. A NEW SPECIES OF THE GENUS *ATRAGENE* (*RANUNCULACEAE*) FROM THE INNER MONGOLIA (CHINA)

Описывается новый для флоры Китая вид рода *Atragene* из горных районов Внутренней Монголии.

У видов рода *Atragene* L. встречаются два типа стаминодиев: лопатчатые и острые. Лопатчатые стаминодии заметно, в 1.5—3 раза, короче чашелистиков, обычно едва превышают тычинки, часто некоторые из них несут рудименты пыльников. Как считают Р. П. Барыкина и Н. В. Чубатова (1983), эти стаминодии выполняют защитную функцию, предохраняя гинецей и андроцей от заморозков во время раннего цветения княжиков. Лопатчатые стаминодии, по длине, как правило, заметно превосходящие тычинки, нередко лишь немного уступают чашелистикам или равны им и обычно окрашены в тон последним, только бледнее. Вероятно, такие стаминодии более специализированы для привлечения опылителей и создают эффект махровости цветка.

У некоторых видов рода, таких как *A. alpina* L., *A. koreana* (Kom.) Kom., *A. ochotensis* Pall., *A. speciosa* Weinm. (= *Clematis sibirica* Mill.), имеются только белые лопатчатые стаминодии. У княжиков других таксонов, например у вида *A. moisseenkoi* Serov из Джунгарии, есть оба типа стаминодиев (рис. 1). У вида *A. macropetala* (Ledeb.) Ledeb., особенно в северной части ареала, лопатчатые стаминодии слабо развиты, иногда вовсе отсутствуют, тогда как многочисленные окрашенные длинные острые стаминодии делают цветок махровым и широко, звездовидно раскрытым.

Во Внутренней Монголии в разрыве между основными ареалами видов *A. speciosa* и *A. macropetala* (рис. 2) встречается растение, которое ботаники на основании наличия острых стаминодиев относят ко второму таксону, довольно обычному в соседнем Северном Китае (например, Flora ..., 1978; Fang Ming-yuan, 1980). К. И. Максимович в 1876 г. по сборам Н. М. Пржевальского с хребтов Алашань и Иншань описал две подразновидности *A. alpina* var. *macropetala* (Ledeb.) Ledeb. subvar. *albiflora* Maxim. et subvar. *rupestris* Maxim. соответственно. Впоследствии H. Handel-Mazzetti (1940), повысив ранг таксона, установил var. *albiflora* (Maxim.) Hand.-Mazz. et var. *rupestris* (Maxim.) Hand.-Mazz.

Изучение материалов из Внутренней Монголии в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE) показало, что по сравнению с *A. macropetala* растение с хр. Алашань более изменчиво по цвету чашелистиков, варьирующего от белого до лилового и фиолетового. Его цветки несколько мельче и не так широко раскрываются: ширококолокольчатые, но не звездчато распростертые. Лист, особенно характер его рассеченности и пильчатость, более всего соответствуют виду *A. speciosa* (рис. 3, 4). Сходство с последним обнаруживается также в отсутствии опушения на орешках и в нижней части стилодия (признак, отличающий вид *A. speciosa* от других видов группы родства *A. alpina*). Таким образом, оказалось невозможным полностью идентифицировать это растение, встречающееся также в Западном Ганьсу (на хр. Наньшань № 106, 4 V 1890, Грум-Гржимайло и в бассейне р. Тао № 12560, June 1925, J. Rock), ни с одним из известных видов. Это позволяет нам описать новый вид *A. dianae* — княжик Дианы. Границы распространения этого вида требуют уточнения.

Atragene dianae Serov sp. nov. — Liana lignosa, foliis alligans. Caules subramosi ramulis angulatis, brunneis, glabris, internodiis flexibilibus, 6—18 cm longis. Folia ternata laciniis 2—3 fidis, vel biternata, petiolis 3—6 cm longis, foliolis ovatis vel lanceolatis, acuminatis, basi rotundatis, rarius cordatis asymmetricis, margine serratis,

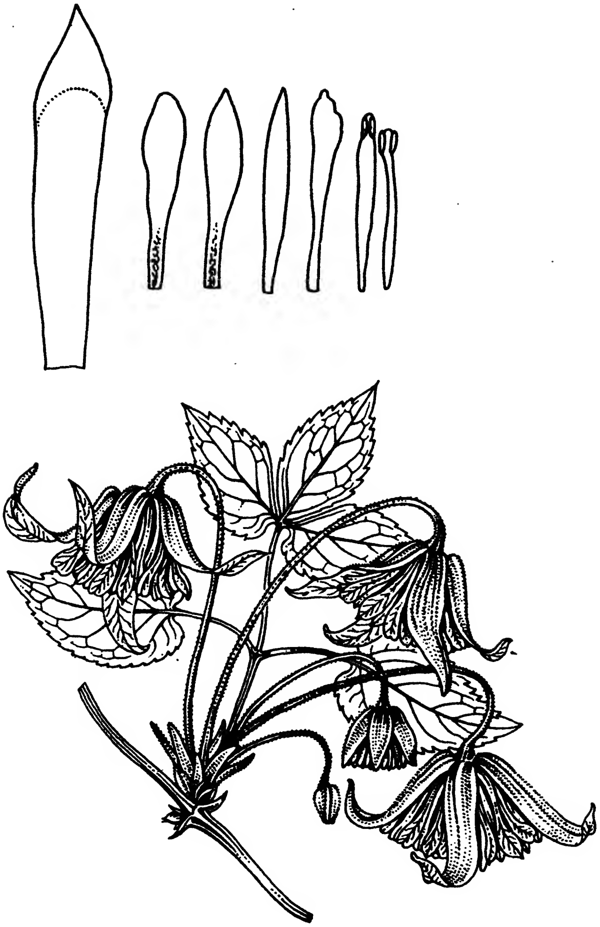


Рис. 1. Фрагмент цветущей ветви и части цветка вида *A. moisseenkoi*.

glabris. Flores late campanulati, magni 4—5.5 cm diam., solitarii in axillis foliorum oriundi pedicellis foliis subaequalibus, 4—8 cm longis; sepalis 4 ovalibus, ovatis vel oblongo-lanceolatis, acutis, 26—35 mm longis, albis, rarius violaceis vel lilacinis; staminodiis numerosis: acutis petaloideis, 8—10, sepalis parum brevioribus vel eisaequilongis et spathulatis, 4—8, sepalis 1.5—3 plo brevioribus, staminibus vix longioribus. Nucilae nec non earum stilodia prope basin glabrae. Floret a Majo. Fructificat ab Junio.

Typus: Mongolia Australis. Alashan: jug. Alashan, faux Dar-tym-to, 22 V 1908, n° 198, S. S. Chetyrckin (LE).

Paratypi: 1. Alashan, faux Dar-tym-to, 22 V 1908, n° 197, Chetyrckin; 2. Alashan, faux Hoto-gol, 16 VI 1908, n° 343, Chetyrckin (LE).

Affinitas. Species inter *A. speciosam* et *A. macropetalam* locum tenens. *A. speciosae* Weinm. foliolis serratis, nuculis glabris, staminodiis spathulatis, sepalis interdum albis similis, sed staminodiis acutatis bene differt. Ab *A. macropetala* serratura folii, sepalis saepe albis, nuculis glabris differt.

Distributio. In China (systema fl. Huanhe): in Mongolia interna (jug. Alashan), nec non ut videtur in Nanshan et Kansu occidentali.

Habitatio. In silvis montanis demissis, in fundis faucium, in solo humoso inter fruticeta.

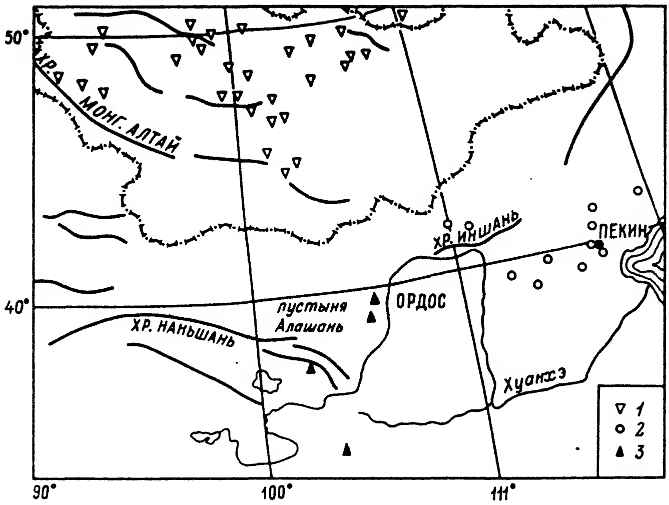


Рис. 2. Распространение видов *A. speciosa* (*1*), *A. macropetala* (*2*), *A. dianae* (*3*) в Центральной Азии.

Деревянистая листолазающая лиана. Стебли слабоветвящиеся с гранистыми коричневыми, голыми ветвями. Листья тройчатые с 2—3 надрезными долями или дважды тройчатые с черешками 3—6 см дл.; с листочками яйцевидными или ланцетными, остроконечными, в основании округлыми, реже сердцевидными, асимметричными, по краю пильчатыми, голыми. Цветки ширококолокольчатые, крупные, 4—5.5 см диам., одиночные в пазухах листьев, на цветоножках, приблизительно равных листьям, 4—8 см дл.; чашелистиков 4, овальных, яйцевидных или продолговато-ланцетных, острых, 26—35 мм дл., белых, реже фиолетовых или лиловых; стаминодиев много: острые лепестковидные, в числе 8—10, немного короче чашелистиков или равны им, и лопатчатые, в числе 4—8, в 1.5—3 раза короче чашелистиков, едва превышающих тычинки. Орешки, как и основания стилодиев, голые. Цветет с мая. Плодоносит с июня.

Тип: Южная Монголия. Алашань: хр. Алашань, ущелье Дар-тым-то, 22 V 1908, № 198, С. С. Четыркин (LE).

Паратипы: 1. Алашань, ущелье Дар-тым-то, 22 V 1908, № 197, С. С. Четыркин (LE). 2. Алашань, ущелье Хото-Гол, 16 VI 1908, № 343, С. С. Четыркин (LE).

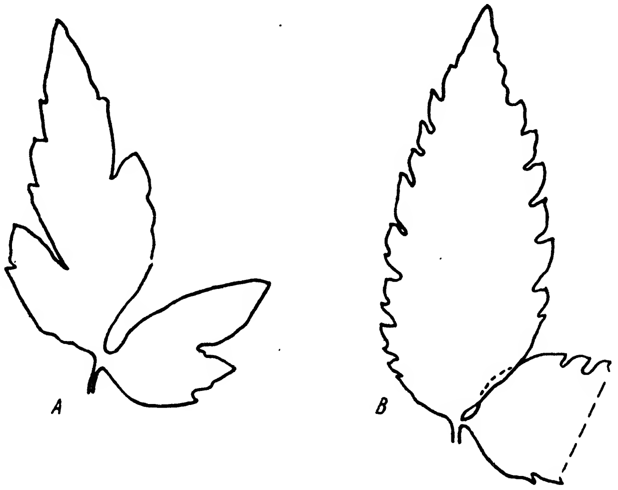


Рис. 3. Форма долей листа видов *A. macropetala* (*A*), *A. speciosa* (*B*).

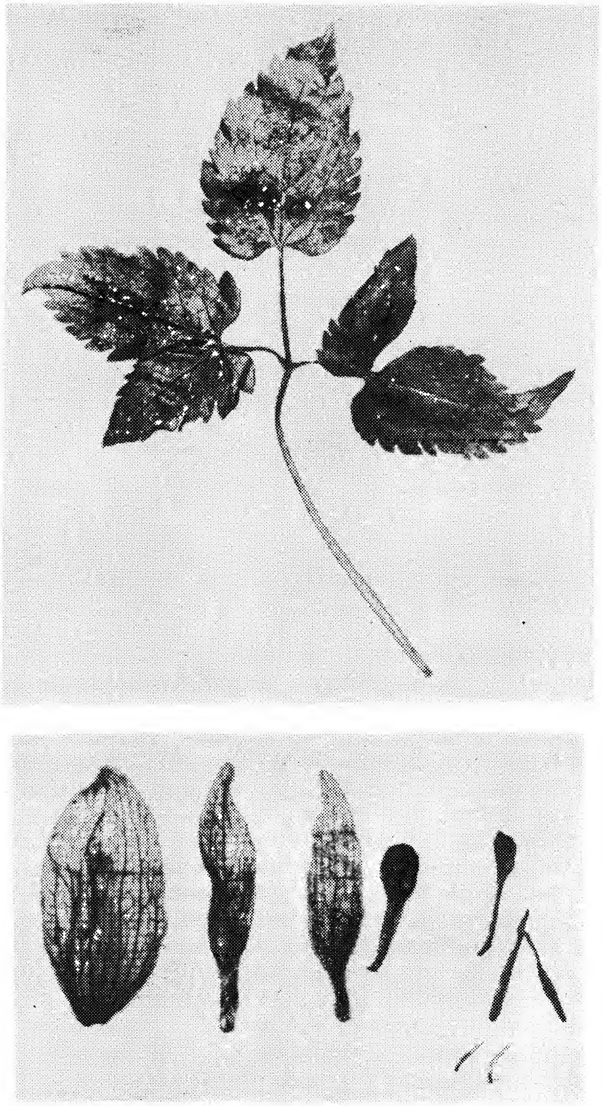


Рис. 4. Лист и части цветка вида *A. dianae.*

Родство: Вид, промежуточный между *A. speciosa* и *A. macropetala*. Похож на *A. speciosa* пильчатыми листьями, голыми орешками, но хорошо отличается острыми стаминодиями. Отличается от *A. macropetala* пильчатостью листочков, чашелистиками часто белыми, голыми орешками.

Обитает в Китае (в бассейне р. Хуанхэ): во Внутренней Монголии, на хребтах Алашаня, также, по-видимому, Наньшаня и в Западном Ганьсу.

Произрастает в горных низинных лесах, на дне ущелий, на перегнойной почве среди кустарников.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Барыкина Р. П., Чубатова Н. В. Морфолого-анатомическое изучение княжика и его систематическое положение // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1983. Т. 88, вып. 6. С. 25—33. — *Fang Ming-yuan. Clematis* L. sect. *Atragene* (L.) DC. // Flora Reipublicae Popularis Sinicae.

Vol. 28. Beijing, 1980. P. 133-139. — *Flora* intramongolica. Huh-Hoto, 1978. Vol. 2. 390 p. — *Handel-Mazzetti H.* Plantae sinensis a Dre. H. Smith annis 1921—1922, 1931 et 1934 lectae. XXXIII. *Ranunculaceae* // Meddel. Göteb. Botan. Träd. 1940. Vol. 13. P. 37—219.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР
Ленинград

Получено 7 XII 1990

УДК 005 : 576.16 : 582.572.2

© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 7

И. Г. Левичев

НОВЫЕ ВИДЫ РОДА *GAGEA* (*LILIACEAE*) ИЗ ЗАПАДНОГО ТЯНЬ-ШАНЯ

I. G. LEVICHEV. THE NEW SPECIES OF THE GENUS *GAGEA* (*LILIACEAE*) FROM THE WESTERN TIAN-SHAN

Описаны 3 новых вида рода *Gagea*: 2 эндемичных для Западного Тянь-Шаня и 1 выходящий за границы этого региона. Высказаны предположения об их гибридогенном происхождении.

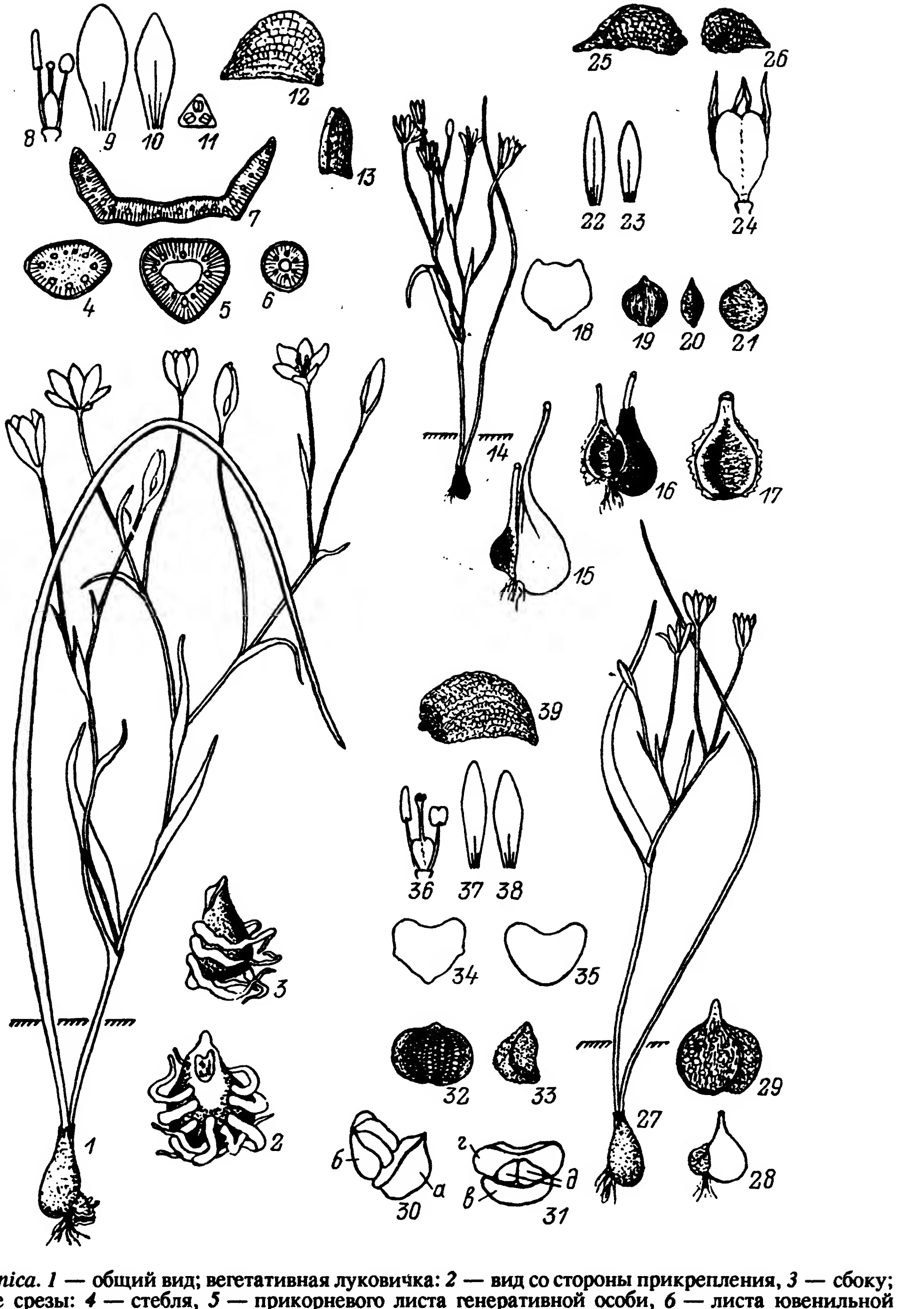
Gagea baschkyzylsaica **Levichev sp. nov. (Sect. *Stipitatae* (Pasch.) Davlianidze ser. *Minutae* Levichev).** — Plantae minutae tenues 5—6 cm altae, solitariae vel per paucas aggregatae. Bulbus 2—3 mm diam., globoso-ovoideus, tunicis tenuiter coriaceis atro-fuscis tectus. Bulbilli vegetativi atro-brunnei, basalis tantum statu juvenili, basalis et sororius unus, rarius duo statu generationis formati; bilbillus basalis statu juvenili formatus semiguttiformis vel cochleariformis, minute alveolatus (alveolis extus verticaliter, facie insertionis horizontaliter directis), sororii inter bulbillum basalem et bulbum parentem impressi discoidei, si duo irregulariter discoidei vel lobuliformes, extus verticaliter rugulosi, facie insertionis horizontaliter alveolati. Caulis 2—3 cm longus, teres, vix costatus. Folium radicale solitarium filiforme, 0.5—0.7 mm diam. Folia caulina alterna, inferius inflorescentia multo brevius, anguste lanceolatum. Flores in inflorescentia pauciflora (4—7 flora) ad pedicellos tenues flexuosos congesti. Perianthii phylla 4—5 mm longa, obtusa, intus flava, exteriora 1—1.2 mm lata, anguste lanceolata, in terioribus lanceolato-linearibus, 0.5 mm latis breviora. Capsula ad trientem perianthio brevior, triangulari-obovoidea, breviter stipitata. Semina angulato-teretia. (Fig. 14—26).

Habitat ad limitem superiorem regionis silvarum.

Typus: Tian-Schan Occidentalis, jugum Czatkalense, systema fl.Baschkyzylsai, mons Minora. in detritis ad calcarea denudata 2200 m s. m. 13 VII 1989, I. Levichev (LE).

Affinitas. A speciebus seriei *Minutae* Levichev bulbillo vegetativo unico donatis bulbillis sororiis, a *G. azutavica* Kotuchov et *G. ularsaica* Levichev bulbillis sororiis discoideis et folio caulino inferiore brevi differt.

Миниатюрные, тонкие, 5—6 см выс. одиночные и встречающиеся немногочисленными группами растения. Луковица 2—3 мм диам., шаровидно-яйцевидная, покрыта темно-бурыми, тонкокожистыми оболочками. Вегетативные луковички темно-коричневые, образуются в ювенильной (только базальная) и генеративной (базальная и одна, реже две, сестринские) стадиях; базальная — полукаплевидная (у ювенильных) или ложковидная, мелкоячеистая (снаружи ячеи ориентированы вертикально, на поверхности прикрепления — горизонтально); сестринские луковички зажаты между базальной луковичкой и материнской луковицей, дисковидные, а если их две — неправильно дисковидные или дольковидные, с наружной стороны — вертикально мелкоморщинистые, а на поверхности прикрепления — горизонтально ячеистые. Стебель 2—3 см дл., округлый, слаборебристый. Прикорневой лист одиночный, нитевидный, 0.5—0.7 мм диам. Стеблевые листья очередные, нижний много короче соцветия, узколанцетный. Цветки в малоцветковом (4—7) соцветии на



Gagea ferganica. *1* — общий вид; вегетативная луковичка: *2* — вид со стороны прикрепления, *3* — сбоку; поперечные срезы: *4* — стебля, *5* — прикорневого листа генеративной особи, *6* — листа ювенильной особи 1-го года жизни, *7* — нижнего стеблевого листа; *8* — тычинки (правый пыльник вскрывшийся) и пестик; листочки околоцветника: *9* — внутренний, *10* — наружный; *11* — завязь, поперечный срез; *12* — вид на семя сбоку, справа выделяется ариллоид; *13* — вид на семя со стороны ариллоида. *G. baschkyzylsaica*. *14* — общий вид; луковица генеративного экземпляра: *15* — луковица и базальная луковичка (сухие оболочки удалены), *16* — луковица в оболочках, отделена базальная луковичка, под ней открылась сестринская; *17* — базальная луковичка, вид со стороны прикрепления; *18* — поперечный срез стебля; сестринская луковичка: *19* — вид с наружной стороны, *20* — вид с ребра, *21* — вид со стороны прикрепления; листочки околоцветника: *22* — внутренний, *23* — наружный; *24* — зрелая коробочка; *25* — вид на семя сбоку; *26* — вид на семя со стороны ариллоида. *G. ularsaica*. *27* — общий вид; *28* — луковица (без тонких, изгибистых цветоножках. Листочки околоцветника 4—5 мм дл., тупые, с внутренней стороны желтые, наружные 1—1.2 мм шир., узколанцетные, короче наружных — ланцетно-линейных, 0.5 мм шир. Коробочка на треть короче околоцветника, треугольно-обратнояйцевидная на короткой ножке. Семена гранчато-вальковатые. (См. рисунок, *14—26*).

Распространен у верхней границы древесного пояса.

Тип: Западный Тянь-Шань. Чаткальский хр., басс. р. Башкызылсай, гора Минора, мелкоземы на выходах известняков, 2200 м над ур. м. 13 VII 1989, И. Левичев (LE).

Родство. От видов ser. *Minutae* Levichev с одиночной вегетативной луковичкой отличается наличием сестринских луковичек, от *G. azutavica* Kotuchov и *G. ularsaica* Levichev — дисковидной формой сестринских луковичек и коротким нижним стеблевым листом.

Gagea ularsaica **Levichev sp. nov. (Sect. *Stipitatae* (Pasch.) Davlianidze ser. *Minutae* Levichev).** — Plantae minutae graciles 7—10 cm altae solitariae et per paucas aggregatae. Bulbus 4—6 mm diam., orbiculari-ovoideus, tunicis tenuiter coriaceis atrofuscis tectus. Bulbilli vegetativi atro-brunnei, basalis tantum in statu juvenili, basalis vero unacum sororiis aggregatis in statu generationis formati; bulbillus basalis statu juvenili formatus semiguttiformis vel cochleariformis, minute alveolatus; bulbilli sororii lobuliformes, minutissime alveolato-foveolati, alveolis orbicularibus figuram hemisphaericam fructum citri dimidiatum in mentem revocantem formantes et inter bulbillum basalem et bulbum parentem impressi, quorum unus interdum magnus irregulariter complanatus (fig., *31 г, 32*). Caulis 4—6 cm longus, ad trientem vel medium in solum immersus, sectione orbiculari-triangulatus. Folium radicale solitarium, filiforme, 0.5 mm diam., inflorescentiam superans. Folia caulina alterna, inferius lanceolato-lineare, apice longe attenuatum, inflorescentiae aequilongum vel eam superans. Flores inflorescentiam paucifloram (3—6 floram) formantes. Perianthii phylla 4—5 mm longa, apice late rotundata, exteriora 1.5—1.7 mm lata, lanceolata, interioribus anguste lanceolatis, 0.7—0.8 mm latis, breviora. Ovarium triangulari-obovoideum, ad basin angustatum. Semina (?). (Fig., *27—39*).

Habitat in regione altimontana.

Typus: Tian-Schan Occidentalis, jugum Ugamicum, ripa sinistra fl. Ularsai, 2400 m s. m., declive boreale, in umbra rupium, 18 VI 1988, A. Ivaschczenko (LE).

Affinitas. A speciebus seriei *Minutae* Levichev bulbillo vegetativo solitario praeditis bulbillis sororiis aggregatis, a *G. azutavica* Kotuchov folio radicali uno, caulino inferiore lineari, a *G. baschkyzylsaica* Levichev folio caulino inferiore longo, a specie utraque bulbillis vegetativis minute orbiculari-foveolatis differt.

Мелкие, изящные, 7—10 см выс., одиночные или встречающиеся в немногочисленных группах растения. Луковица 4—6 мм диам., округло-яйцевидная, покрыта темно-бурыми, тонкокожистыми оболочками. Вегетативные луковички темно-коричневые, образуются в ювенильной (только базальная) и генеративной (базальная и группа сестринских) стадиях; базальная полукаплевидная (у ювенильных) или ложковидная, мелкоячеистая, сестринские луковички дольковидные, очень мелко ячеисто-ямчатые с ячеями округлой формы, в совокупности их группа образует полусферу наподобие половинки плода цитрусовых и зажата между базальной луковичкой и материнской луковицей, одна из сестринских может быть крупной, уплощенно неправильной формы (см. рисунок, *31 г, 32*). Стебель 4—6 см дл., на треть или до половины погружен в почву, на срезе скругленно-трехгранный. Прикорневой лист одиночный, нитевидный, 0.5 мм диам., превышает соцветие. Стеблевые листья очередные, нижний ланцетно-линейный, к концу длинно оттянутый, равен или превышает соцветие. Цветки

оболочек) ювенильной особи; *29* — базальная луковичка; вегетативные луковички генеративной особи: *30* — вид сбоку, базальная (*а*) и сестринские (*б*) раздвинуты, *31* — вид сверху, между базальной (*в*) и одной крупной (*г*), уплощенно неправильной формы сестринской луковичкой, зажаты еще две дольковидные сестринские луковички (*д*), *32* — крупная сестринская луковичка (*31г*) со стороны прикрепления, *33* — дольковидная (*31д*) луковичка; *34* — поперечный срез стебля; *35* — поперечный срез прикорневого листа; *36* — тычинки и пестик; листочки околоцветника: *37* — внутренний, *38* — наружный; *39* — семя.

Примечание. *18, 30, 31, 34, 35* выполнены без детализации строения и скульптуры.

в малоцветковом (3—6) соцветии. Листочки околоцветника 4—5 мм дл., широко скругленные на конце, наружные 1.5—1.7 мм шир., ланцетные, короче внутренних — узколанцетных, 0.7—0.8 мм шир. Завязь треугольно-обратнояйцевидная, сужающаяся к основанию. Семена (?). (См. рисунок, *27—39*).

Распространен в верхнем поясе гор.

Тип: Западный Тянь-Шань, Угамский хр., левый берег р. Уларсай, 2400 м над ур. м., северный склон, в тени скал, 18 VI 1988, А. Иващенко (LE).

Родство. От видов ser. *Minutae* Levichev с одиночной вегетативной луковичкойотличается группой сестринских луковичек, от *G. azutavica* Kotuchov — одним прикорневым листом и линейным нижним стеблевым листом, от *G. baschkyzylsaica* Levichev — длинным нижним стеблевым листом, от обоих видов — мелкой и округлой ямчатостью поверхности вегетативных луковичек.

Описанные выше *G. baschkyzylsaica* и *G. ularsaica* принадлежат к ser. *Minutae* Levichev (Левичев, 1990), включающей сейчас 9 видов. По меньшей мере еще один, десятый таксон, может пополнить эту серию после изучения *in vivo* образцов с гор к югу от Самарканда. Немногим более 10 лет назад из этой группы родства известны были только *G. minutiflora* Regel и *G. popovii* Vved. Столь значительное расширение объема данной серии объясняется обнаруженной возможностью их разграничения по признакам органов вегетативного размножения. Последние оказались не только характерными, но и разнообразными, что и позволяет уверенно идентифицировать эту группу самых миниатюрных представителей рода с чрезвычайно сходным обликом надземных органов.

Недавно описанный с Алтая *G. azutavica* (Котухов, 1989), также входящий в ser. *Minutae*, оказался распространенным и в Западном Тянь-Шане: Аксу-Джабаглы, р. Джусалы, 2700 м над ур. м., 5 VI 1988, В. Храмцов, Н. Шаварда (LE, Г-312); Чаткальский хр., р. Бышкызылсай, гора Минора, 2300 м над ур. м., 13 VII 1989, И. Левичев (LE, Г-217).

G. azutavica, G. baschkyzylsaica, G. ularsaica объединяет единая особенность вегетативного размножения: наличие группы сестринских луковичек, зажатых между базальной луковичкой и материнской луковицей, что свидетельствует об их происхождении от общего корня.

Процесс возникновения каждого из этих таксонов мог быть и дивергентным и гибридогенным. Более вероятен последний путь, так как *G. azutavica* обладает довольно широким ареалом, а узколокально распространенные *G. baschkyzylsaica* и *G. ularsaica* совмещают признаки первого и еще двух близкородственных таксонов.

Так, *G. baschkyzylsaica* несет характерный признак *G. minutiflora* — горизонтально ориентированные ячеи на поверхности прикрепления базальной луковички (Левичев, 1981). С *G. minutiflora* его также роднит короткий стеблевой лист и чрезвычайно миниатюрные размеры всего растения и каждого органа. В то же время присутствуют признаки и *G. azutavica*: характерное положение сестринских луковичек (но другой формы и меньшим числом), вертикальная ориентация ячей на наружной поверхности базальной луковички, узость нижнего стеблевого листа. Популяции *G. azutavica* и *G. baschkyzylsaica* обитают бок о бок в среднем поясе гор, а второй возможный родитель — предгорный вид *G. minutiflora* — в бассейне р. Башкызылсай расположен гипсометрически значительно ниже; их разделяют расстояние в 10—12 км горных склонов, а также более 1000 м по вертикали. Причем именно в этом высотном промежутке распространен экологически викарный *G. minutiflora*, обильный в пределах своих популяций вид из этой же группы родства — *G. glaucescens* Levichev., но его признаки не проявляются ни в одном из трех рассматриваемых таксонов, как не отмечены и гибриды между ними. Иными словами — *G. glaucescens* обеспечивает надежный гиатус (пространственный, экологический и генетический) между ближайшими популяциями потенциальных родителей. Но таково современное положение популяций, в прошлое историческое время они ведь могли соприкасаться.

Вероятным вторым родителем у *G. ularsaica* можно предположить *G. caelestis* Levichev, обитающий в тех же районах и на тех же высотах, что *G. ularsaica* и *G. azutavica*. Отдельные признаки и габитус *G. ularsaica* создают промежуточный между предполагаемыми родителями облик таксона, что также позволяет предположить возможный гибридогенный характер его возникновения.

Пока подтверждения возможности такой гибридизации в современную эпоху отсутствуют. Предполагаемые родители, как и предполагаемые гибридогенные таксоны, образуют самостоятельные полноценные и обильные, иногда непосредственно граничащие друг с другом, популяции, в которых стабильно воспроизводится комплекс признаков каждого из таксонов вегетативным, а не исключено, и генеративным путем. Эти обстоятельства и определили возможность присвоения двум описанным выше таксонам видового статуса, не исключая, однако, вероятности их гибридогенного происхождения.

Gagea ferganica **Levichev sp. nov. (Sect.** ***Stipitatae*** **(Pasch.) Davlianidze ser.** ***Chomutovaeformes*** **Levichev).** — Plantae solitariae 10—20 cm altae. Bulbus 5—7 mm diam., guttiformis, tunicis solide coriaceis atro-fuscis, in speciminibus vetustis subnigris, fissis, in collum breve continuatis tectus. Bulbillus vegetativus solitarius, statu generationis formatus (statu juvenili ignotus), oblique guttiformis, atro-fuscus, minute verruculosus, radicibus propriis sclerificatis laxe perplexus. Folium radicale unum, 1.5—2 mm diam., sectione orbiculari-triangulatum, cavum, inflorescentia longius. Caulis 5—6 cm longus, subimmersus, sectione appresse orbicularis, internodiis uno, rarius tribus. Folia caulina alterna, inferius inflorescentia duplo et plus brevius, sectione naviculare. Flores in inflorescentia pauciflora elongata dispositi. Perianthii phylla anthesi ineunte 6—7 mm longa, 2—3 mm lata, abeunte vero 10—13 mm longa, 3.5—5 mm lata, intus lucide flava, extus viridulo-flava, interiora ovali-lanceolata, apice late rotundata, exterioribus lanceolatis acutatis sublongiora. Capsula perianthio ad trientem brevior, rectangularis in stipitem brevissimum abrupte angustata. Semina tenuiter plana vel tenuiter lobuliformia (fig., *1—13*).

Habitat ad gypsacea denudata in promontoriis et planitie.

Typus: Pamiro-Alai, jugum Turkestanicum, montes Sary-Tau, supra pagum Kairakczikum, in gypsaceis 31 III 1981, I. Levichev (LE).

Paratypi. E bulbis 31 III 1981 prope pagum Kairakczikum lectis enata 08 IV 1982, I. Levichev (LE); Regio Osch, distr. Ljailjak, declive boreale jugi Turkestanici, locus Tue-dzhailoo, 14 V 1962, R. Aidarova, A. Ubukeeva (FRU, LE).

Affinitas. A *G. chomutovae* (Pasch.) Pasch. folio radicali angusto, bulbillo vegetativo solitario radicibus sclerificatis perplexo, a *G. pamiroalaica* Levichev vero bulbillo solitario, perianthii phyllis latis et inflorescentia compressa distinguitur.

Одиночные, 10—20 см выс. растения. Луковица 5—6 мм диам., каплевидная, покрыта плотнокожистыми темно-бурыми, у старых особей почти черными, расколотыми и продолженными в короткую шейку оболочками. Вегетативная луковичка одиночная, образуется в генеративной стадии (в ювенильной не обнаружена), косокаплевидная, темно-бурая, мелкобородавчатая, рыхло оплетена собственными склерифицированными корнями. Прикорневой лист один, 1.5—2 мм диам., на срезе округло-треугольный, полый, длиннее соцветия. Стебель 5—6 см дл., наполовину погружен в почву, на срезе приплюснуто-округлый с одним, реже с тремя междоузлиями. Стеблевые листья очередные, нижний более чем в 2 раза короче соцветия, на срезе ладьевидный. Цветки в немногоцветковом вытянутом соцветии. Листочки околоцветника в начале цветения 6—7 мм дл., 2—3 мм шир., в конце — 10—13 мм дл., 3.5—5 мм шир., внутри ярко-желтые, снаружи зеленовато-желтые, внутренние овально-ланцетные, широко скругленные на конце, несколько длиннее наружных — ланцетных, приостренных. Коробочка на треть короче околоцветника, прямоугольная, резко сужена в очень короткую ножку. Семена тонкоплоские или тонкодольковидные (см. рисунок, *1—13*).

Распространен по выходам пестроцветов в предгорьях и на равнине.

Тип: Памиро-Алай, Туркестанский хр., горы Сары-Тау, выше пос. Кайракчикум, пестроцветы, 31 III 1981, И. Левичев (LE).

Паратипы. Выращена из луковиц, собранных 31 III 1981 близ пос. Кайракчикум, 08 IV 1982, И. Левичев (LE). Ошская обл., Ляйлякский р-н, северный склон Туркестанского хр., урочище Туе-Джайлоо, 14 V 1962, Р. Айдарова, А. Убукеева (FRU, LE).

Родство. От *G. chomutovae* (Pasch.) Pasch. отличается узким прикорневым листом, одиночной, оплетенной склерифицированными корнями, вегетативной луковичкой; от *G. pamiroalaica* Levichev — одиночной луковичкой, широкими листочками околоцветника и сжатым соцветием.

G. ferganica распространен (с невысокой численностью) по обнажениям пестроцветов и гипсосодержащим местообитаниям в западной оконечности предгорий Алайского хр. и вдоль всей северной подошвы Туркестанского хр. с выходами в останцовые низкогорья горла Ферганской долины, Моголтау и Нуратау. Его ареал (совокупность отдельных дизъюнкций) можно назвать предгорным, северо-западно-памироалайским (или горловинно-ферганским).

G. ferganica сочетает в себе признаки двух соприкасающихся вдоль предгорий северо-западного Памиро-Алая видов: *G. chomutovae* (Pasch.) Pasch. и *G. pamiroalaica* Levichev. Создается впечатление, что описанный таксон «сконструирован» из отдельных «блоков» этих двух видов, тем более что аналогичных признаков нет у других представителей рода. Интересно, что у *G. chomutovae* и *G. ferganica* совпадает число хромосом: 2n=18. Это число очень редкое, редуцированное от исходного и наиболее распространенного в роде 2n=24, преобладающего также и во всей sect. *Stipitatea*. (У *G. pamiroalaica* число хромосом не известно).

Близ пос. Санто в Ферганской долине (TASH) и на Туркестанском хр. в Ляйлякском р-не (FRU) среди типичных *G. ferganica* встречаются экземпляры с немногочисленной группой крупных луковичек, оплетенных склерифицированными корнями. Такая группа луковичек — характерный признак *G. pamiroalaica*. Но форма соцветия и листочков околоцветника категорически не позволяет отождествить их с последним видом. Можно трактовать эти экземпляры как гибриды *G. ferganica* и *G. pamiroalaica*, если бы сам вид *G. ferganica* не сочетал в себе признаки *G. chomutovae* и *G. pamiroalaica*. Или перед нами результат возвратного скрещивания гибрида с одним из родителей? В этой связи возникает необходимость ответить на другой вопрос: какой из трех таксонов филогенетически более старый? Недостаточно оснований считать, что это *G. ferganica*, хотя у него низкая численность, дизъюнктивный ареал, высокоспецифичное местообитание. Правда, есть и некоторые анцестральные черты: крупные цветки, очень широкие листочки околоцветника, достаточно крупные размеры всего растения. Но редуцированный набор хромосом! Скорее это неоэндемик, освоивший специфичные местообитания, а не реликт, сохранившийся в своеобразной экологической нише. *G. chomutovae* обширным ареалом и достаточно высокой численностью, рядом анцестральных признаков дает больше оснований считать его филогенетически более старым видом. О *G. pamiroalaica* известно пока совсем мало. Этот вид, так же как и *G. chomutovae*, предпочитает глинистые субстраты. Три названные вида образуют хорошо выраженный викарный ряд в отношении степени засоленности почв (обязательно глинистых): *G. chomutovae* предпочитает мелкоземы с карбонатными включениями в нижних горизонтах, *G. pamiroalaica* — пестроцветные слабоминерализованные и *G. ferganica* — пестроцветные сильно минерализованные почвы. Не исключено, что и возрастной филогенетический ряд был у этих видов именно таким. Категорически утверждать, что ведущую роль в образовании этого ряда играл гибридизационный процесс пока нельзя, хотя сочетание признаков и тем более возможные возвратные скрещивания (образцы из окр. пос. Санто и Ляйлякского р-на) дают нам основания для подобных выводов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Котухов Ю. А. Новый вид рода *Gagea* (*Liliaceae*) из Южного Алтая // Бот. журн. 1989. Т. 74, № 11. С. 1663-1664. — *Левичев И. Г.* Новые виды рода *Gagea* (*Liliaceae*) из Западного Тянь-Шаня // Бот. журн. 1981. Т. 66, № 11. С. 1635—1645. — *Левичев И. Г.* Конспект рода *Gagea* (*Liliaceae*) Западного Тянь-Шаня // Бот. журн. 1990. Т. 75, № 2. С. 225—234.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР
Ленинград

Получено 22 I 1991

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 (571.511)
© 1991 г.

Е. Б. Поспелова

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ В ЦЕНТРАЛЬНОЙ И ВОСТОЧНОЙ ЧАСТЯХ ПОЛУОСТРОВА ТАЙМЫР

E. B. POSPELOVA. FLORISTIC FINDINGS IN THE CENTRAL AND EASTERN PARTS OF THE TAIMYR PENINSULA

Приводятся данные о новых местонахождениях 9 редко встречающихся на Таймыре видов сосудистых растений; 2 из них обнаружены на территории полуострова впервые. Указываются ближайшие местонахождения видов, известные из литературы.

В 1979—1990 гг. автор проводил геоботаническое обследование охраняемых территорий центрального и восточного Таймыра — района современного расселения акклиматизируемой популяции североамериканского овцебыка (бассейн р. Бикады) и части Государственного заповедника «Таймырский» (нижнее течение р. Большой Ботанкаги в южной части гор Бырранга, нижнее течение р. Сонасыты-Яму при впадении ее в р. Логату, район устья р. Малой Логаты). В задачи работ на территории заповедника входило также выявление конкретных флор выбранных ключевых участков. Некоторые флористические находки представляют, на первый взгляд, интерес, поскольку расширяют сведения о распространении ряда видов, имеющиеся в «Арктической флоре СССР» (1971, 1975, 1980, 1987) и публикациях по флорам близких районов Таймыра (Толмачев, 1932; Тихомиров, 1966; Полозова, Тихомиров, 1971; Соколова, 1979, 1982; Рапота, 1981; Кожевников, 1982; Сафронова, Соколова, 1989).

Oxygraphis glacialis (Fisch) Bunge. Встречен в щебнистой пятнистой осоково-дриадово-моховой тундре на уступе склона горной гряды в его нижней части, в 5 км к югу от впадения р. Левли в р. Большую Ботанкагу. Произрастает на влажных суглинистых пятнах с обилием мелких камней на поверхности, иногда у краев бордюров (валиков). Популяция насчитывает несколько десятков экземпляров разного возраста. К моменту сбора (27 VII 1990) растения уже отцвели и сформировали соплодия.

Азиатский аркто-альпийский вид. На Таймыре отмечался для западного побережья полуострова, ближайшее местонахождение — бухта Ожидания на северном побережье оз. Таймыр (Сафронова, Соколова, 1989). Новая находка — одна из наиболее южных для Таймыра.

Corydalis arctica M. Pop. Встречен один раз у подножья южного склона гряды Дюдыттынетти, в предгорной части склона долины р. Ниркайка-Тари (район Бикады) в августе 1983 г. Произрастает в мохово-травяном ивняке из *Salix lanata* L., по соседству с высокими долинными ивняками из *S. alaxensis* Cov., описанными в литературе (Дибнер, 1961; Рапота, Кожевников, 1981).

Арктический и высокогорно-субарктический вид. Ближайшие местонахождения — кряжи Прончищева и Чекановского, низовья Оленека, плато Путорана; отмечен в цитировавшейся выше работе В. В. Рапоты и Ю. П. Кожевникова без комментариев, однако в последующей подробной сводке Ю. П. Кожевникова (1982) по этой территории вид не указан.

Cardamine microphylla Adams. В долине р. Большой Ботанкаги произрастает в переувлажненных понижениях (старичные депрессии, русла временных водотоков), в местах длительного залеживания снега на илисто-песчаном слабо замоховелом грунте. В местах произрастания довольно многочислен, активно цветет, иногда образует довольно густые куртинки.

Восточносибирско-североамериканский аркто-альпийский вид. На Таймыре был отмечен в верхнем течении р. Тареи (Арктическая..., 1975) и в бухте Ожидания (Сафронова, Соколова, 1989).

Arabidopsis bursifolia (DC) Botsch. var. *bursifolia.* Встречен один раз на глинистом оползне крутого берега р. Сонасыты-Яму, на естественном солонце в разнотравно-злаковой группировке совместно с *Puccinellia angustata* (R. Br.) Rand et Redf., *Descurainia sophioides* (Fisch. ex Hook) O. E. Schulz. Популяция представлена несколькими цветущими и плодоносящими экземплярами.

На Таймыре до настоящего времени обнаружен не был. Ближайшие местонахождения в Арктике: Тикси (заносное), среднее течение Яны, низовья Индигирки.

Castilleja rubra (Drob.) Rebr. Встречен в районе устья р. Малой Логаты на южном обрывистом склоне древней террасы, сложенной ленточными глинами, в разнотравной группировке летом 1988 г. Растение образует крупные, высокие (до 30 см) куртины, обильно цветет.

Сибирский бореальный вид. Новое местонахождение — одно из наиболее северных и восточных на Таймыре, ближайшие пункты сбора — в бассейне р. Пясины.

Erigeron silenifolius (Turcz.) Botsch. В долине р. Большой Ботанкаги вид обычен на песчаных аллювиальных наносах в пойме, занятых редкими ивняками, разнотравно-злаковыми группировками и лугами, произрастает также на слабо задернованных песках и галечниках, осыпающихся низких террасах. Местами обилен и во время цветения создает белый аспект. Вид также обнаружен с предгорьях восточной части Бырранги — в окр. массива Титкоунетти на развеваемых флювиогляциальных песках предгорных холмов, где также довольно обилен.

Согласно данным «Арктической флоры СССР» (1987), ближайшие местонахождения вида — низовья рек Хатанги и Попигай, основная часть ареала располагается восточнее. Однако недавно он был обнаружен в устье р. Шайтан (Сафронова, Соколова, 1989). Вероятно, распространение вида на Таймыре гораздо шире, чем считалось ранее; экологически он узкоспециализирован к слабо задернованным песчаным субстратам.

Artemisia arctisibirica Korobkov (*A. laciniatiformis* subsp. *taimyrensis* Krasch.). Обнаружен на предгорном холме на левом берегу р. Большой Ботанкаги напротив устья р. Левли. Растет на щебнистом грунте в остепненной травяно-кустарничковой группировке (*Carex rupestris* Bell., *Koeleria asiatica* Domin, *Poa glauca* Vahl., *Dryas punctata* Juz.). Больше вблизи нигде не отмечен.

На Таймыре пока известно одно местонахождение вида — нижнее течение р. Бикады.

A. sericea Web. ex Stechm. Предгорные каменистые холмы и уступы скал южной экспозиции на склонах гор, район низовьев р. Большой Ботанкаги. Встречена несколько раз в остепненных травяных группировках и луговинах с *Carex rupestris*, *Festuca auriculata* Drob., *Poa glauca* и др.

Восточноевропейско-сибирский бореально-степной вид. Ближайшее местонахождение — в низовьях р. Лены, где вид произрастает на сухих горных склонах кряжей Прончищева и Чекановского; на Таймыре обнаружен впервые.

Crepis nana Richards. Произрастает на незадернованных галечниках в низовьях горных ручьев при впадении их в р. Большую Ботанкагу, а также на осыпях крутых склонов горных долин.

Восточносибирско-американский аркто-альпийский вид. Распространен в бассейне р. Хатанги, на севере плато Путорана. Единственное местонахождение на Таймыре — в районе р. Бикады, где вид произрастает на галечниках долин в горах, а также на северном побережье оз. Таймыр. Новая находка дополняет представление о распространении вида на Таймыре.

Гербарные сборы этих и других собранных во время работ видов растений находятся в Гербарии Государственного заповедника «Таймырский», дублеты переданы в Гербарий им. Д. П. Сырейщикова при кафедре геоботаники биологического факультета МГУ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арктическая флора СССР. М.; Л.: Наука, 1971. Вып. 6. 248 с.; 1975. Вып. 7. 180 с.; 1980. Вып. 8. 334 с.; 1987. Вып. 10. 411 с. — *Дибнер В. Д.* Заросли ивы мохнатой за 75-й параллелью // Изв. ВГО. 1961. Вып. 93. С. 334—336. — *Кожевников Ю. П.* Сосудистые растения бассейна р. Малахай-Тари (юго-восток гор Бырранга) // Бот. журн. 1982. Т. 67, № 10. С. 1362—1371. — *Полозова Т. Г., Тихомиров Б. А.* Сосудистые растения района таймырского стационара (правобережье Пясины близ устья Тареи, западный Таймыр) // Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л.: Наука, 1971. С. 161—183. — *Рапота В. В.* Сосудистые растения района р. Бикады (восточный Таймыр) и их кормовое значение для овцебыков // Экология и хозяйственное использование наземной фауны Енисейского Севера. Новосибирск: Сиб. отд. ВАСХНИЛ, 1981. С. 73—93. — *Рапота В. В., Кожевников Ю. П.* К флоре юго-восточной части гор Бырранга // Бот. журн. 1981. Т. 66, № 4. С. 549—555. — *Сафронова И. Н., Соколова М. В.* Сравнительная характеристика четырех конкретных флор гор Бырранга (Таймыр) // Бот. журн. 1989. Т. 74, № 5. С. 718—731. — *Соколова М. В.* Некоторые флористические находки на западном Таймыре // Бот. журн. 1979. Т. 64, № 4. С. 700—705. — *Соколова М. В.* Флора и растительность центральной части гор Бырранга (западный Таймыр) // Бот. журн. 1982. Т. 67, № 11. С. 1499—1505. — *Тихомиров Б. А.* Флора района раскопок таймырского мамонта // Растения севера Сибири и Дальнего Востока. М.; Л.: Наука, 1966. С. 122—135. — *Толмачев А. И.* Флора центральной части восточного Таймыра. Ч. 1. // Тр. Полярн. комис. АН СССР. Вып. 8. Л.: Изд-во АН СССР, 1932. С. 1—126.

Московский государственный университет

Получено 14 I 1991

УДК 581.9 (571.5)

© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 7

М. М. Иванова

НАХОДКИ ВО ФЛОРЕ ПРИБАЙКАЛЬЯ И ЮЖНОГО ЗАБАЙКАЛЬЯ

M. M. IVANOVA. NEW FINDINGS IN THE FLORA OF THE SOUTHERN TRANSBAIKALIAN REGION AND OF THE BAIKAL REGION

Приводятся сведения о двух новых для Центральной Сибири видах — *Briza media* и *Leontodon hispidus*. Сообщается о новых местонахождениях 79 видов, малоизвестных в отдельных районах Прибайкалья и Южного Забайкалья.

В результате полевых экспедиционных работ нам удалось обнаружить ряд новых местонахождений флоры Центральной Сибири,[1] а также выявить два вида, не известных ранее в этом регионе.

При изучении ареалов растений были использованы монографии (Цвелев, 1976; «Флора Центральной Сибири», 1979; Малышев, Пешкова, 1984; «Флора Сибири», 1987, 1990а, б), а также публикации, касающиеся флористических находок в отдельных районах Центральной Сибири. По ряду видов просмотрены образцы, хранящиеся в Гербарии им. М. Г. Попова в Центральном Сибирском Ботаническом саду СО АН СССР (г. Новосибирск) и в Гербарии Сибирского института физиологии и биохимии растений СО АН СССР (г. Иркутск).

---

[1] Центральная Сибирь понимается в объеме, принятом авторами сводки «Флора Центральной Сибири» (1979), т. е. включает Иркутскую, Читинскую обл. и Бурятскую АССР. Названия растений приводятся по этой сводке.

Виды растений цитируются в порядке расположения семейств по системе Энглера, внутри семейств — по алфавиту. Образцы, собранные автором, приводятся без упоминания коллектора. Все они хранятся в Ботаническом саду Иркутского университета, отдельные дублеты — в Гербариях им. М. Г. Попова (г. Новосибирск) и Сибирского института физиологии и биохимии растений (г. Иркутск).

Новые для Центральной Сибири виды растений

1. *Briza media* L. Европейский вид, к востоку от Урала не был известен (Цвелев, 1976). Включен в сводку «Флора Сибири» (1990а) по нашим данным. В Центральной Сибири заносное растение.

Иркутская обл., в 38 км от г. Иркутска, между селами Моты и Введенщина, тракт на с. Култук, луговая опушка леса вправо от дороги, 6 VIII 1986, там же, 6 VIII 1989. Отмечен на протяжении ок. 20 м против ответвления влево асфальтовой дороги. Одиночные экземпляры встречаются, кроме того, на расстоянии 70—80 м от этого участка в сторону г. Иркутска. Растет совместно с другими заносными видами: *Dactylis glomerata* L., *Primula macrocalyx* Bunge, *Melampyrum nemorosum* L., *Leontodon hispidus*.

2. *Leontodon hispidus* L. Европейский вид. К востоку от Урала приводится впервые.

Иркутская обл., в 38 км от г. Иркутска, тракт на с. Култук, луговая опушка вправо от тракта, 1 VII 1987, там же, 6 VIII 1989. Встречается на протяжении 10—12 м у самого кювета и не далее 1.5 м от него в сторону леса в пределах популяции *Briza media*. Несколько экземпляров отмечено также на другой стороне тракта близ ответвления влево асфальтовой дороги.

Виды, неизвестные или малоизвестные в отдельных районах Центральной Сибири

1. *Cleistogenes kitagawae* Honda. Даурско-маньчжурский степной вид, распространенный на запад до Алтая. С берегов Байкала не приводился. Цитируем находки с западного побережья (в направлении с юга на север), где этот вид встречается на степных каменистых склонах.

С. Большие Коты, 14 IX 1989; р. Голоустная близ с. Кочергат в 16—18 км от Байкала, 28 VIII 1989, там же, осыпь глинистых сланцев с *Menispermum dahuricum* DC., 27 VIII 1989; бухта Еловка, 5 VIII 1989; между бухтами Песчаной и Харгино, 2 IX 1989; бухта Харгино по тропе в сторону мыса Красный Яр, 1 IX 1989; с. Бугульдейка, 5 X 1990; с. Байкальское, р. Горемыка в среднем течении, 16 VII 1988.

2. *C. squarrosa* (Trin.) Keng. Евразиатский степной вид. Сборов с берегов Байкала мало. Собран нами на степных каменистых склонах западного побережья.

С. Большие Коты, к северу от мыса Большой Сенной, 14 IX 1989; левобережье р. Голоустная близ с. Кочергат, степной склон с *Menispermum dahuricum*, 27 VIII 1989; бухта Еловка, 5 IX 1989; между бухтой Песчаной и Харгино, 2 IX 1989, более часто между Песчаной и расположенной от нее в 3 км к северу бухтой Сенной; с. Бугульдейка, 7 X 1990; с. Зама, приустьевая часть р. Зама, типчаковая степь на плотном субстрате, 25 VII 1989; р. Горемыка в среднем течении, 16 VII 1988. Последние два местонахождения, возможно, изолированы от остальных.

3. *Calamagrostis korotkyi* Litv. Восточноазиатский вид. Распространен на запад до Байкала. Наши находки относятся к западной окраине ареала. Встречается на каменистых склонах и в остепненных сосняках.

Между бухтами Харгино и Бугульдейка, 1 IX 1989; бухта Еловка, 7 IX 1989; с. Большие Коты, вдоль тропы в сторону мыса Большой Кадильный, 14 IX 1989.

4. *Dactylis glomerata* L. Европейский вид. В Прибайкалье заносный, встречается редко, например, на южном и юго-восточном побережьях оз. Байкал, в предгорьях Восточного Саяна, в г. Иркутске и с. Магистральном на р. Киренге (Флора ..., 1979; Киселева, 1981, 1984; Зарубин и др., 1989).

Иркутская обл., в 38 км от г. Иркутска, тракт на с. Култук, луговая опушка сосново-березового леса вправо от дороги, 6 VIII 1986, встречается и влево от дороги. Бурятская АССР, Верхнеангарская долина, ст. Кичера БАМ, на газоне близ вокзала, 7 IX 1990.

5. *Elymus caninus* (L.) L. Представлен во многих районах Центральной Сибири. С юго-западного побережья оз. Байкал не собирался.

Р. Голоустная в 4 км ниже с. Кочергат, заросли кустарников в пойме, 8 IX 1989.

6. *Glyceria lithuanica* (Gorski) Gorski. Евразиатский вид. Отмечен во многих районах Центральной Сибири. Для южного Забайкалья и юго-западного побережья оз. Байкал приводится впервые: Читинская обл., Балейский р-н, левобережье р. Унда близ с. Онохово, на берегах старичного озерка, 6 VIII 1980; мыс Большой Кадильный, на сыром лугу за береговым валом Байкала, 14 IX 1989.

7. *Puccinellia distans* (Jacg.) Parl. В Центральной Сибири известен только с сел Порог и Талое на западе Иркутской обл. и с мыса Котельниковского на оз. Байкал. Нами найден в 30—35 км к северу от последнего пункта: с. Байкальское, долина р. Горемыки, на лугу, 11 VII 1988.

8. *Schizachne callosa* (Turcz. ex Griseb.) Ohwi. Азиатский лесной вид. Приводим образцы с р. Иркут, левого притока р. Ангары: между селами Быстрая и Шаманка, в 4—5 км выше пади Широкой, низкая речная терраса, редкостойный березово-сосновый лес с черемухой, 24 IX 1990; там же, ключ Бурлик, еловый лес с травяным покровом в распадке, 25 IX 1990; с. Введенщина в 30 км от г. Иркутска, сосновый лес с травяным покровом, 30 V 1989.

9. *Spodiopogon sibiricus* Trin. Восточноазиатский вид, распространен на запад до долины р. Ангары. Наша находка относится к западной части ареала: левобережье р. Китой, левого притока р. Ангары, близ с. Раздолье, на степном карбонатном склоне, 8 IX 1988.

10. *Carex hancockiana* Maxim. Восточноазиатский вид. В Центральной Сибири показан для южного Байкала и подножья хр. Хамар-Дабан, является здесь неморальным реликтом (Пешкова, Киселева, 1984). Наши находки относятся к бассейну р. Иркут, левому притоку р. Ангары.

Бурятская АССР, с. Хойтогол у подножья Тункинского хр., сырые луговые поляны среди травяного березняка, 15 VI 1986; р. Харагун, правый приток р. Иркут близ с. Очор-Шибирь, луговые поляны с *Paeonia anomala* L. на просеке, 13 VI 1986; там же, близ курорта Хонгор-Уула, 9 VIII 1987; левобережье р. Иркут близ с. Введенщина, заросли черемухи, 1 VI 1987.

11. *Carex rupestris* All. Аркто-альпийский вид. На юго-западном побережье оз. Байкал против о-ва Ольхон встречается на низких гипсометрических уровнях.

Залив Каргана в 1.5 км к югу от мыса Хохе-Нахойтуй, пятнами в сообществе с господством *Dryas symneviczii* Serg. у берега оз. Байкал, 25 VI 1988.

12. *Cyperus fuscus* L. В Прибайкалье местонахождения редки и приурочены преимущественно к терминальным источникам. Ближайший пункт сбора — в бухте Змеевой на п-ове Святой Нос.

Северо-восточное побережье оз. Байкал, бухта Хакусы, термальный источник, 23 VII 1988.

13. *Eriophorum gracile* Roth. Вид широко распространен в Северном полушарии. Находки в Центральной Сибири относительно немногочисленны. Для юго-западного побережья оз. Байкал приводится впервые: с. Зама, на болоте у оз. Зама, 25 VII 1989.

14. *Juncus stygius* L. Евразиатский болотный вид. Местонахождения на юго-восточном побережье оз. Байкал немногочисленны. Приводим еще одно: устье

р. Выдриная, сфагновое болото с *Rhynchospora alba* (L.) Vahl и *Iris laevigata* Fisch. et Mey., 27 VIII 1988.

15. *Juncus triglumis* subsp. *albescens* (Lange) Hultén. Данный подвид чаще обитает в лесном поясе, чем в высокогорьях. Приводим с юго-западного побережья оз. Байкал: с. Зама, на болоте близ оз. Зама, 25 VII 1989.

16. *Luzula pilosa* (L.) Willd. Евросибирский вид. На северном Байкале находится у северо-восточной границы распространения. В Баргузинском заповеднике довольно обычен (Каплин, 1962). Найден в двух пунктах северо-восточного побережья к северу от заповедника.

Р. Кабанья, в 10 км южнее устья по берегу Байкала, редкостойный лиственничник, 27 VII 1988; бухта Хакусы, близ термального источника, в сосновом лесу с разнотравным покровом, 22 VII 1988.

17. *Paris quadrifolia* L. Евросибирский вид. В Читинской обл. показан лишь для северной части (Каларский р-н), для южной приводится впервые: Балейский р-н, с. Куникан, р. Бальджик в правобережье р. Унда, травяной березняк, 14 VII 1981.

18. *Salix sphenophylla* A. Skvorts. Высокогорный восточносибирский вид. Распространен на запад до Байкальского и Баргузинского хребтов. Наша находка — одна из крайних на юго-западе ареала: оз. Байкал, п-ов Святой Нос, высокогорья близ урочища Глинки у Баргузинского залива, 1870 м над ур. м., сырая мохово-кустарничковая тундра, 4 VIII 1988.

19. *Alnus sibirica* (Spach.) Turcz. ex Kom. На северном Байкале находится у западной границы распространения. Известна здесь из немногих изолированных пунктов (мыс Тонкий, бухта Дагары, Чивыркуйский залив) (Иванова, Чепурнов, 1983). Приводим новые сборы: северо-восточное побережье, бухта Хакусы, подножье южного склона, у ручья близ термального источника, 22 VII 1988; бухта Берея, на береговом валу Байкала, 30 VIII 1990.

20. *Urtica urens* L. Евразиатский сорный вид. Изредка встречается на Байкале (Флора ..., 1979). А. А. Киселева (1984) отмечает для с. Казачинское на северовостоке Иркутской обл. Приводим сборы из южной части Иркутской обл. и оз. Байкал.

Иркутская обл., Усольский р-н, с. Раздолье, у забора, 6 IX 1988; Черемховский р-н, с. Голуметь, 3 VII 1988. Оз. Байкал, южная оконечность, с. Старая Ангасолка (Темная Падь), на огороде, 29 IX 1987; северная оконечность, г. Нижнеангарск, 28 VIII 1990.

21. *Parietaria debilis* Forst. fil. В Центральной Сибири собиралась в немногих пунктах. Приводим новые местонахождения.

Левобережье р. Иркут, левого притока р. Ангары, ключ Бурлик, в нишах скал, 26 IX 1990; там же, близ впадения ключа Березового, в расщелинах скал. Оз. Байкал, юго-западное побережье, р. Голоустная в 5—7 км ниже с. Кочергат, на скалах, 7 IX 1989; с. Зама, мыс Арул, в расщелине скалистого берега, 25 VII 1989. Читинская обл. Тунгокоченский р-н, долина р. Унда (правого притока р. Онон) выше с. Тергень, на сырых скалах, 2 VIII 1981; Борщовочный хр., курорт Урчуган близ ж.-д. ст. Приисковая, на скалах, 21 VII 1981.

22. *Rumex gmelinii* Turcz. Обычен в южном Забайкалье. Находки на Байкале и в Тункинской долине немногочисленны, ближайшая — с Шаманского мыса в окр. с. Култук (Иванова, 1980).

Оз. Байкал, южная оконечность, разъезд Половинка тупиковой ж. д., между 111 и 112 км (счет от г. Иркутска), 3 VIII 1988, по два генеративных экземпляра по обе стороны полотна.

23. *Amaranthus retroflexus* L. Циркумполярный сорный вид. В Центральной Сибири встречается редко.

Иркутская обл.: Усольский р-н, с. Раздолье, на огороде, 7 IX 1988; окр. с. Усть-Орда, урочище Бадхай, у строений кооператива «Биолог», 23 VIII 1990. Бурятская АССР, г. Северобайкальск, на газоне, 2 IX 1990, Е. Соколова; г. Нижнеангарск, 28 VIII 1990; Верхнеангарская долина, ж.-д. ст. Кичера, на газоне у вокзала, 7 IX 1990. Читинская обл., г. Балей, 14 VII 1980.

24. *Montia fontana* L. В Центральной Сибири известна лишь из с. Клюевка на юго-восточном побережье оз. Байкал (Флора ..., 1979) и ст. Маритуй на

южном побережье (Зарубин и др., 1989). Для Южного Забайкалья приводится впервые.

Читинская обл., курорт Ургучан близ ст. Приисковая, у ручья во мху, 21 VII 1987.

25. *Gastrolychnis tristis* Rupr. Обычен в высокогорьях Южной Сибири. Найден на берегу Байкала: юго-западное побережье, оз. Зама за береговым валом Байкала, на болоте, 25 VII 1989.

26. *Coronaria flos-cuculi* (L.) A. Br. Евросибирский вид. В Центральной Сибири приводится из немногих пунктов. Обнаружен близ г. Иркутска у станций Большой Луг и Рассоха Восточно-Сибирской ж. д. (Зарубин и др., 1989). Приводим еще одно местонахождение по той же дороге: остановочный пункт Трудный в 56 км на восток от г. Иркутска, на просеке линии электропередачи, 2 VII 1987.

27. *Sagina procumbens* L. Имеет циркумполярное распространение. В Сибири редок. Ближайшее местонахождение в Восточном Саяне — с. Ишидей на р. Икей (Киселева, 1981). На Северном Байкале наши находки ложатся к северу и к югу от устья р. Давше, где этот вид приводится Н. И. Троицкой и М. А. Федоровой (1987).

Восточный Саян, Тункинский хр., истоки р. Кынгарги, 16 VII 1987. Оз. Байкал, северо-восточное побережье, бухта Хакусы, берег термального источника, 23 VII 1988; п-ов Святой Нос, Чивыркуйский залив, бухта Окуневская близ с. Курбулик, на заливаемом берегу, 3 VIII 1988; перешеек полуострова, Баргузинский залив, близ оз. Большое Бармашовое, по берегам лужицы, 5 VIII 1988; восточное побережье, с. Турка, в лужице за береговым валом Байкала, 6 X 1989. Г. Иркутск, р. Ангара, о-в Конный, в сырых ложбинах, 19 VI 1990, там же, устье р. Ушаковка, правого притока р. Ангары, в лужицах на галечнике, 19 VII 1990.

28. *Silene nutans* L. Евросибирский вид. Приводим находки у восточной границы распространения на оз. Байкал. Ближайшие пункты сбора — с. Лиственничное у истока р. Ангары и о-в Большой Ушканий.

Оз. Байкал, юго-западное побережье, бухта Еловка, мертвопокровный сосняк, 5 IX 1989; п-ов Святой Нос, Чивыркуйский залив, бухта Змеевая, осинник с травяным покровом, 3 VIII 1988.

29. *Stellaria graminea* L. Евросибирский вид. К востоку от Байкала приводится для долины р. Селенги — с. Загустай (Флора ..., 1979), Мамско-Чуйского и Бодайбинского р-нов Иркутской обл. (Иванова, 1979, 1981). Новые находки отодвигают границу ареала на юго-восток.

Читинская обл., Балейский р-н, с. Колобово, долина р. Унда, правого притока р. Онон, заросли *Alnus hirsuta* (Spach) Turcz. ex Rupr. по берегу старицы, 17 VII 1981; там же, р. Куникан, правый приток р. Унда, у русла во мху, 18 VII 1981.

30. *Nuphar pumila* (Timm) DC. Евросибирский вид. На Байкале показан только для северной оконечности. Приводим находку с юго-западного побережья.

Оз. Зама, за береговым валом Байкала, 22 VIII 1989.

31. *Callianthemum sajanense* Witasek. Обитает преимущественно в высокогорьях. Известен в лесном поясе на востоке Иркутской обл. (Эхирит-Булагатский, Баяндаевский, Качугский и Жигаловский районы). Нами обнаружен в двух пунктах: Качугский р-н, с. Куницыно близ с. Верхоленск, правобережье р. Лены, верховья короткого ключа, в 1.5—2 км выше устья, луговая опушка леса, 10 VI 1989. Бассейн оз. Байкал, ручей Морская Колесма — приток р. Голоустная, заросли *Betula humilis* Schrank, 30 VIII 1989.

32. *Delphinium korschinskyanum* L. Вид, замещающий на востоке Центральной Сибири *D. crassifolium* Schrad. ex Ledeb. На западе доходит до правобережья р. Ангары (села Капсал, Кокорино). Наша находка относится к левобережью р. Ангары и отодвигает к западу известную границу ареала.

Иркутская обл., в 38 км от Иркутска по тракту на с. Култук, луговая опушка березово-соснового леса, 7 VIII 1989. Растет совместно с *D. crassifolium*.

33. *Ranunculus longicaulis* C. A. Mey. Южносибирский луговой вид. На Байкале известен с Центрального (Ольхонского) участка западного побережья. Нами найден на этом побережье близ северной оконечности озера: р. Горемыка ниже выхода из горной долины, сырой луг, 15 VII 1988.

34. *Thalictrum appendiculatum* C. A. Mey. Южносибирский лесостепной вид. Приводим находки из Прибайкалья и оз. Байкал. На Байкале показан только для Ольхонского участка западного побережья. Нами отмечался к югу от этого района, вплоть до истока р. Ангары и южной оконечности озера.

Р. Иркут, левый приток р. Ангары ниже с. Быстрая, в устье р. Взъемная, крутой каменистый степной склон, 23 IX 1990. Оз. Байкал, юго-западное побережье, с. Большие Коты, к северу от пади Варначка, остепненный сосняк на склоне к Байкалу, 14 IX 1989; южное побережье между станциями Маритуй и Култук тупиковой ж. д., 134 км (счет от г. Иркутска), заросли *Rubus humulifolius* C. A. Mey., 5 IX 1986.

35. *Thalictrum baicalense* Turcz. ex Ledeb. Дальневосточный вид. На Байкале известен только с южной оконечности. Приводим находку с юго-западного побережья: долина р. Голоустная в 4 км ниже с. Кочергат, заросли *Thelycrania alba* (L.) Pojark., 8 IX 1989.

36. *Th. sparsiflorum* Turcz. ex Fisch. et Mey. Американо-дальневосточный вид. На Байкале известен только из устья р. Кабаньей (Флора ..., 1979). Приводим еще из двух пунктов: северо-западное побережье, долина р. Горемыки, в зарослях приречных кустарников, 11 VII 1988; северо-восточное побережье, окр. мыса Немнянка, 20 VII 1988.

37. *Hypecoum erectum* L. Южносибирский степной вид. На южном Байкале отмечен в районе станций Маритуй и Шарыжелга (Зарубин и др., 1989). Приводим еще один пункт с того же побережья: окр. ст. Маритуй, между 102 и 103 км тупиковой ж. д., вдоль полотна, 3 VIII 1988.

38. *Turritis glabra* L. Сорное. Находки в Прибайкалье немногочисленны: западная часть Среднесибирского плоскогорья, ст. Байкал в истоках р. Ангары и с. Давше на северо-восточном побережье оз. Байкал (Каплин, 1962; Флора ..., 1979). Приводим еще три: оз. Байкал, с. Лиственничное, падь Большая Черемшаная, у тропы, 5 VIII 1989; г. Ангарск, у моста через р. Китой, на насыпи, 25 V 1989, В. Вяткин. Оз. Байкал, северо-восточное побережье, мыс Биракан, у подножья обрыва коренного берега, 19 VII 1988.

39. *Tillaea aquatica* L. Широко распространен в Северном полушарии. В Центральной Сибири известен с Байкала: Бухта Малая Коса (Флора ..., 1979), оз. Фролиха и устье р. Кичера (Азовский, 1981, 1984). Приводим новые находки: г. Иркутск, р. Ангара, о-в Конный, по берегу старицы, 28 VII 1990, там же, правобережье р. Ангары близ пристани «Лисиха», на сыром галечнике, 5 VII 1990, там же, устье р. Ушаковка, правого притока р. Ангары, в лужицах на галечнике, 19 VII 1990; оз. Байкал, юго-восточное побережье, устье р. Мишиха, в озерке за береговым валом Байкала, 29 IX 1979.

40. *Astragalus davuricus* (Pall). DC. Встречается на юге Бурятии и в Читинской обл. На Байкале заносное: ст. Култук, в 3—4 км в сторону ст. Шарыжелгай, вдоль полотна ж. д., 4 VIII 1986 (кроме обычных, встречаются особи с белыми цветками); между г. Северобайкальском и г. Нижнеангарском, близ устья р. Курла, у полотна ж. д., 6 IX 1990, единичные экземпляры, свежезанесенное.

41. *A. melilotoides* Pall. Южносибирский степной вид. На Байкале показан для центрального участка западного побережья. По нашим представлениям, встречается к югу от этого района почти до истока р. Ангары.

С. Большие Коты, между Чертовым мостом и мысом Большой Кадильный, 14 IX 1989; бухта Еловка к северу от устья р. Голоустная, 7 IX 1989.

42. *Caragana pygmaea* (L.) DC. Южносибирский вид. На Байкале приводится для центральной (Ольхонской) части западного побережья. Наша находка изолированная, относится к более южной части этого побережья.

Окр. бухты Еловка, близ скалы «Слон» (к северу от нее), на выпуклом степном склоне, 6 IX 1989.

43. *Medicago lupulina* L. Циркумполярный вид. В Центральной Сибири показан для западной и южной части Среднесибирского плоскогорья, юга Бурятии и Забайкалья. Как заносное приводится для БАМа с. Звездный (Киселева, 1986). Приводим два новых пункта, где этот вид также является заносным: оз. Байкал, юго-восточное побережье, между устьями рек Малый Мамай и Выдриная, у дамбы близ берега Байкала, 27 VIII 1988; с. Раздолье на р. Китой (левый приток р. Ангары), на речном галечнике, 8 IX 1988.

44. *Oxytropis adamsiana* (Trautv.) Jurtz. Североазиатский высокогорный вид. Наша находка, по-видимому, самая крайняя на юго-западе ареала: оз. Байкал, п-ов Святой Нос, высокогорья в его западной части близ урочища Глинки, в щебнистой тундре, 4 VIII 1988.

45. *O. pilosa* (L.) DC. Евросибирский вид. На южном побережье Байкала показан для ст. Шарыжелгай (Зарубин и др., 1989). Приводим еще один пункт с этого побережья: ст. Култук, в 4—5 км в сторону ст. Шарыжелгай, вдоль ж. д., заносное, 4 VIII 1986.

46. *Trifolium hybridum* L. Дополним немногочисленные сборы в Центральной Сибири следующими находками: оз. Байкал, юго-восточное побережье, между устьями рек Малый Мамай и Выдриная, у дамбы близ Байкала, 27 VIII 1988; левобережье р. Иркут, между с. Пионерским и г. Иркутском, 8 VIII 1990; г. Шелехов, близ автостанции, 3 VIII 1990; в 38 км от г. Иркутска по тракту на с. Култук, луговая опушка леса на правой стороне дороги, 7 VIII 1989, отмечен на протяжении 120 м; Бурятская АССР, Верхнеангарская долина, ст. Кичера, на газоне у вокзала, 7 IX 1990.

47. *Erodium cicutarium* (L.) L'Her. Сорное растение. Сборы в Центральной Сибири немногочисленны. Приводим находки из Тункинской долины и с оз. Байкал: Тункинская долина, с. Зун-Мурино, 12 IX 1990, с. Кырен, 20 VIII 1989; оз. Байкал, юго-западное побережье, с. Большие Коты, у дороги, 14 IX 1989, с. Бугульдейка, 5 X 1990.

48. *E. stephanianum* Willd. Сорное растение. Для Байкала приводится впервые: юго-западное побережье, с. Зама 3—4 км в сторону мыса Зундук, на осыпи к Байкалу, 25 VII 1989; заброшенное с. Малая Бугульдейка, 7 X 1990.

49. *Euphorbia maackii* Meinsh. Южносибирский вид. Показан для многих районов Центральной Сибири. В Тункинской долине не собирался. Р. Хуря-Хобок близ с. Улябор, на суходольном лугу, 21 VII 1986.

50. *Rhamnus davurica* Pall. Даурско-маньчжурский вид, распространенный в бассейне рек Шилка и Аргунь. Наша находка отодвигает к западу известную границу ареала: Читинская обл., Балейский р-н, с. Онохово, заросли кустарников на низкой речной террасе, 4 VII 1980.

51. *Hypericum gelberi* Ledeb. Североазиатский вид. В Центральной Сибири собирался мало.

Между остановочными пунктами Трудный и Таежный Восточно-Сибирской ж. д. (54—56 км на восток от Иркутска), по лесовозной дороге, проходящей по водоразделу, 25 VIII 1989.

52. *Viola collina* Bess. Евразиатский вид. На Байкале известен только с северо-восточного побережья (р. Большая Речка).

Юго-восточное побережье, левый берег р. Утулик, на обрывистом склоне к руслу, 21 V 1988; юго-западное побережье, р. Голоустная близ с. Кочергат, в 16 км от берега Байкала, березово-сосновый лес с травяным покровом на низкой речной террасе, 8 IX 1989.

53. *V. pumila* Chaix. Европейско-западносибирский вид. Немногочисленные находки в Центральной Сибири относятся к Среднесибирскому плоскогорью. Приводим еще одну из того же района: Иркутская обл., Черемховский р-н, с. Нижняя Иреть, на степном увале, 3 VI 1988.

54. *Carum buriaticum* Turcz. На Байкале известен только из с. Сарма юго-западного побережья. Приводим еще один пункт сбора с того же побережья: с. Зама, перешеек мыса Арул, на сыром лугу, 25 VII 1989.

55. *Heracleum sibiricum* L. Европейско-западносибирский вид. В Центральной Сибири встречается как заносное на юго-восточном побережье оз. Байкал и

в предгорьях Восточного Саяна (Киселева, 1977, 1980). Приводим находки вдоль ж. д.: ст. Рассоха, в 42—43 км к востоку от г. Иркутска, луговая поляна по берегу р. Олха, 15 VII 1979; остановочный пункт Таежный в 54 км на восток от г. Иркутска, на огородах, 16 VII 1989.

56. *Hansenia mongholica* Turcz. Южносибирский вид, распространенный преимущественно в горах Алтая и Саян. Имеются изолированные местонахождения с северо-восточного побережья оз. Байкал и в горах Южного Забайкалья (Сохондо и др.) (Флора ..., 1979). Приводим еще один пункт сбора с Байкала к северу от р. Кудалкан, где приводится В. М. Каплиным (1962) по сборам Л. Н. Тюлиной: северо-восточное побережье, мыс Немнянка, лиственничный лес с кедром мохово-брусничный, 20 VII 1988.

57. *Pastinaca sylvestris* Mill. В Центральной Сибири встречается в верхнем течении р. Ангары и на р. Оке. Нами найден на южном побережье оз. Байкал: между станциями Култук и Старая Ангасолка (Темная Падь), вдоль ж. д., 4 VIII 1986. Заносное.

58. *Hypopitys monotropa* Crantz. Распространен в умеренной полосе Северного полушария. Находки в Центральной Сибири немногочисленны. Для южного Байкала не приводился.

Юго-западное побережье, бухта Еловка к северу от устья р. Голоустная, в темном распадке, сосново-лиственничный лес с рододендроном даурским и брусникой, 6 IX 1989.

59. *Vincetoxicum sibiricum* (L.) Decne. Находки на Байкале немногочисленны. Приводим образец с юго-западного побережья: между мысами Зама и Зундук, на щебнистом степном склоне, 25 VII 1989. Ближайший пункт сбора — к северу от о-ва Ольхон.

60. *Polemonium pseudopulchellum* V.Vassil. Северо-восточноазиатский горный вид. На Байкале находится у западной границы распространения. Наши находки ложатся в промежутке между известными пунктами сбора в бухте Песчаная и на севере Байкала.

Юго-западное побережье, нижнее течение р. Сарма, на сырых каменистых склонах правого берега, 28 VII 1986; с. Зама, к югу от мыса Калтыгей, на галечниковом береговом валу Байкала, 25 VII 1989.

61. *Asperugo procumbens* L. Сорное. Данных о распространении в Центральной Сибири мало. Приводим образец с юго-западного побережья оз. Байкал. Ближайшая находка в с. Лиственничное.

С. Кочергат на р. Голоустная в 16 км от берега Байкала, 30 VIII 1989.

62. *Hackelia deflexa* (Wahlb.) Opiz. Вид распространен в Евразии и Северной Америке. На Байкале редок, для Тункинской долины и р. Иркут ранее не приводился.

Оз. Байкал, северо-западное побережье, долина р. Горемыка в среднем течении, на степных склонах, 16 VII 1988; северо-восточное побережье, губа Туркукит, мелкоземистая осыпь на юго-восточном склоне, 25 VII 1988. Тункинская долина, р. Хубуты, приток р. Ихэ-Угун, в низовьях, близ с. Хойтогол, 17 VIII 1988, там же, верхняя часть лесного пояса, на осыпи, 19 VIII 1989. Левобережье р. Иркут выше с. Шаманка, ключ Березовый, на скалистом склоне, 26 IX 1990.

63. *Mertensia davurica* (Pall. ex Sims) G. Don fil. На Байкале известна с юго-западного побережья (мыс Отто-Хушун). Приводим еще один пункт сбора с того же побережья: с. Зама, устье р. Зама, на сыром лугу, 25 VII 1989.

64. *Cymbaria daurica* L. Даурско-маньчжурский степной вид. На Байкале известен с центрального участка юго-западного побережья — мыс Крестовый, села Усть-Анга, Сахюрты, Тагот, Сарма (Гербарий им. М. Г. Попова). Наша находка, возможно, самая северная на Байкале: с. Зама, перешеек мыса Арул, на пологом степном склоне, 26 VII 1988. Несколько экземпляров.

65. *Limosella aquatica* L. Местонахождения этого маленького растения в Центральной Сибири немногочисленны. Приводим два пункта.

Г. Иркутск, правый берег р. Ангары близ гостиницы «Интурист», 16 VII 1990; там же, устье р. Ушаковка, правого притока р. Ангары, 19 VII 1990. Растет на сыром речном галечнике. Читинская обл., Балейский р-н, с. Подойницыно, пойма р. Унда, правого притока р. Онон, в лужице, 6 VIII 1980.

66. *Scrophularia nodosa* L. В Центральной Сибири известна лишь с юго-восточного побережья оз. Байкал — р. Мантуриха (Киселева, 1977). Приводим еще одну точку с этого побережья: низовья р. Большой Мамай, поляна с малиной в 5 км от устья, под кустом ивы, 30 VIII 1988.

67. *Orobanche krylovii* G. Beck. Евросибирский вид. Находки в Центральной Сибири немногочисленны и относятся к ее юго-западной части. Нами найден в трех пунктах.

Г. Иркутск, левобережье р. Ангары, склон к распадку близ Ершовского залива, сосново-березовый лес с черемухой и травяным покровом, 14 VIII 1990. Оз. Байкал, юго-восточное побережье, р. Большой Мамай, в 3.5 км от устья, на сыром берегу, 30 IX 1979, М. Иванова, Г. Дюрягина; п-ов Святой Нос, бухта Змеевая, осинник разнотравный на южном склоне, 5 VIII 1988. Последняя находка отодвигает к востоку границу ареала этого вида.

68. *Pinguicula vulgaris* L. На Байкале приводится для мыса Кочерики. Наша находка лежит к югу от этого пункта: юго-западное побережье, с. Зама, перешеек мыса Арул, на болоте, 23 VII 1989.

69. *Utricularia minor* L. Распространен в водоемах Евразии и Америки. В Центральной Сибири встречается редко.

Тункинская долина, Коймаровские болота в окр. курорта Аршан, в стоячем водоеме, 7 VI 1986; оз. Байкал, юго-западное побережье, с. Зама, перешеек мыса Арул, лужицы на болоте, 25 VII 1989.

70. *Campanula altaica* Ledeb. В Центральной Сибири заносное. Приводится А. А. Киселевой (1977) со ст. Мысовая юго-восточного побережья оз. Байкал. Нами отмечен в другом пункте того же побережья: устье р. Большой Мамай, покосы близ ж. д., 30 IX 1979, М. Иванова, Г. Дюрягина.

71. *C. dasyantha Bieb.* Вид, свойственный высокогорьям Южной Сибири. Отмечен нами на высоте 500—550 м над ур. м. на юго-западном побережье оз. Байкал: окр. мыса Зундук, в 3 км к северу от мыса Хужир, щебнистая осыпь на склоне крупного распадка, 26 VII 1988.

72. *Artemisia dolosa* Krasch. Южносибирский вид. Для Байкала известен из немногих пунктов. Приводим новые находки: северо-восточное побережье, бухта Хакусы, на песчаном пляже, 23 VII 1988; восточное побережье, с. Турка, мыс Песчаный в 5 км в сторону с. Гремячинска, на дюнах, 6 X 1989.

73. *A. santolinifolia* (Pamp.) Turcz. ex Krasch. На Байкале приводится только с п-ова Святой Нос.

Юго-западное побережье, левобережье р. Голоустная, в 4 км ниже с. Кочергат, осыпь плитчатого сланца, заросли *Menispermum dahuricum*, 8 IX 1989.

74. *Crepis bungei* Ledeb. На Байкале встречается в южной оконечности — г. Слюдянка, ст. Сухой Ручей (Гербарий им. М. Г. Попова).

Юго-западное побережье, мыс Большой Кадильный, луг на галечнике, 14 IX 1989.

75. *Carlina biebersteinii* Bernh. ex Hornem. Евразиатский сорный вид. Находки во флоре Центральной Сибири немногочисленны и относятся к берегам оз. Байкал, Среднесибирскому плоскогорью (Флора ..., 1979) и предгорьям Восточного Саяна (Киселева, 1979).

Окр. г. Иркутска, в 38 км от него по тракту на с. Култук, луговые опушки березово-соснового леса по обеим сторонам дороги, 7 VIII 1989. Несколько экземпляров.

76. *Erigeron canadensis* L. Распространен в Европе, Западной Сибири и Северной Америке. В Центральной Сибири собран впервые А. А. Киселевой (1988) в г. Иркутске. Приводим другие находки.

Иркутская обл., Усольский р-н, с. Раздолье, левобережье р. Китой, на галечнике, 7 IX 1988; Бурятская АССР, ст. Кичера, на газоне перед вокзалом, 7 IX 1990.

77. *Leucanthemum vulgare* Lam. Евросибирский луговой вид. На восток распространен до р. Ангары и южного Прибайкалья, где довольно обычен. К востоку от этих районов, по-видимому, занесен человеком. На северном Байкале

показан для с. Давше (Троицкая, Федорова, 1987) и устья р. Большой Чивыркуй (Каплин, 1962).

Оз. Байкал, п-ов Святой Нос, Баргузинский залив, урочище Глинки, луговые поляны, 4 VIII 1988. Заносное.

78. *Picris davurica* Fisch. Североазиатский вид. На Байкале отмечается для южной оконечности — г. Слюдянка, ст. Маритуй (Флора ..., 1979). Для юго-западного побережья оз. Байкал и Тункинской долины приводим впервые.

Оз. Байкал, р. Голоустная близ с. Кочергат, на степном склоне, 28 VIII 1989. Тункинская долина, левобережье р. Хуря-Хобок, в 3 км от с. Толтой и близ урочища Улябор, луговая поляна с *Viola ircutiana* Turcz. на опушке березняка, 20 VII 1986.

79. *Xanthium sibiricum* Patrin ex Widd. Сорное растение. В Центральной Сибири известно лишь из южной части Забайкалья.

Г. Иркутск, микрорайон Первомайский, на пустыре, 15 IX 1987.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Азовский М. Г. Находки редких для Восточной Сибири прибрежно-водных и водных растений по трассе Байкало-Амурской магистрали // Бот. журн. 1981. Т. 66, № 8. С. 1218—1220. — *Азовский М. Г.* Новые находки редких видов водных растений в Прибайкалье // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. 1984. № 13, вып. 2. С. 17—19. — *Зарубин А. М., Ивельская В. И., Ляхова И. Г.* Некоторые интересные флористические находки в Центральной Сибири // Бот. журн. 1989. Т. 74, № 9. С. 1363—1372. — *Иванова М. М.* Находки во флоре северо-восточной части Иркутской обл. (Мамско-Чуйский р-н) // Бот.журн. 1979. Т. 64, № 8. С. 1168—1173. — *Иванова М. М.* Находки во флоре Центральной Сибири // Бот. журн. 1980. Т. 65, № 2. С. 277—281. — *Иванова М. М.* Находки во флоре Байкало-Патомского нагорья // Бот. журн. 1981. Т. 66, № 3. С. 447—455. — *Иванова М. М., Чепурнов А. А.* Флора Западного участка районов освоения БАМ. Новосибирск: Наука, 1983. 223 с. — *Каплин В. М.* Список растений Баргузинского заповедника // Тр. Баргузинского заповедника. Улан-Удэ: Бурятское кн. изд-во, 1962. Вып. 4. С. 3—117. — *Киселева А. А.* Флористические находки на южном побережье оз. Байкал // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. 1977. Вып. 2. С. 36—38. — *Киселева А. А.* Новые и редкие растения предгорий Восточного Саяна, 1 // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. 1979. Вып. 3. С. 59—62. — *Киселева А. А.* Новые и редкие растения предгорий Восточного Саяна, 2 // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. 1980. Вып. 2. С. 20—22. — *Киселева А. А.* Новые и редкие растения предгорий Восточного Саяна, 3 // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. 1981. Вып. 3. С. 105—106. — *Киселева А. А.* Дополнение к флоре Казачинско-Ленского р-на Иркутской обл. // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. 1984. Вып. 2. С. 19—22. — *Киселева А. А.* Дополнение к флоре Усть-Кутского и Казачинско-Ленского р-нов Иркутской обл., 2 // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. 1986. Вып. 3. С. 8—9. — *Киселева А. А.* Находки заносных видов во флоре Центральной Сибири и Красноярского края // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 12. С. 1760—1761. — *Малышев Л. И., Пешкова Г. А.* Особенности и генезис флоры Сибири (Предбайкалье и Забайкалье). Новосибирск: Наука, 1984. 263 с. — *Пешкова Г. А., Киселева А. А.* Лесной комплекс видов // Малышев Л. И., Пешкова Г. А. Особенности и генезис флоры Сибири (Предбайкалье и Забайкалье). Новосибирск: Наука, 1984. С. 85—146. — *Троицкая Н. И., Федорова М. А.* Новые и редкие растения Баргузинского заповедника // Растительные ресурсы Забайкалья и их использование. Улан-Удэ: Бурятский филиал СО АН СССР, 1987. С. 22—41. — *Флора Сибири. Araceae — Orchidaceae.* Новосибирск: Наука, 1987. 246 с. — *Флора Сибири.* Т. 2. *Poaceae* (*Gramineae*). Новосибирск: Наука, 1990а. 359 с. — *Флора Сибири.* Т. 3. *Cyperaceae.* Новосибирск: Наука. 1990б. 276 с. — *Флора* Центральной Сибири. Т. 1, 2. Новосибирск: Наука, 1979. 1047 с. — *Цвелев Н. Н.* Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 787 с.

Ботанический сад
Иркутского государственного
университета

Получено 13 VIII 1990

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

УДК 580:,502.7 (584.1)
© 1991 г.

Д. Курбанов

НОВЫЕ ДАННЫЕ О НЕКОТОРЫХ ИСЧЕЗАЮЩИХ И РЕДКИХ РАСТЕНИЯХ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО КОПЕТДАГА

D. KURBANOV. NEW DATA ON SOME ENDANGERED AND RARE PLANTS OF THE NORTH-WESTERN KOPETDAGH

В статье приведены новые сведения о 13 исчезающих и редких видах растений северо-западного Копетдага.

Ранее мы охарактеризовали основные исчезающие и редкие растения северо-западного Копетдага и западных низко- и среднегорий Туркменистана (Камелин, Курбанов, 1985; Камелин, Курбанов, 1987). В последние годы в экспедиционных исследованиях территории северо-западного Копетдага нам удалось получить новые сведения о некоторых редких и исчезающих растениях района, а многие виды найдены здесь впервые. Эти сведения представляют значительный интерес для подготавливаемых новых изданий «Красной книги СССР» и «Красной книги Туркменской ССР». Принцип размещения видов и категории качественной оценки объектов охраны в статье те же, что использованы нами в предыдущих работах.

Б. Виды, потенциально уязвимые вследствие чрезвычайно узкого распространения и особой стенотопности в своих экстремально малых ареалах.

Eremurus kopetdaghensis M. Pop. Узколокальный западнокопетдагский эндемик. Ранее нами отмечен для двух урочищ северо-западного Копетдага (Камелин, Курбанов, 1985). В последние годы найден еще в трех новых местонахождениях: на северных глинистых склонах нижней террасы р. Сумбар, на пестроцветных низкогорьях в окр. с. Уйлякушлюк, а также в районе низкогорного хр. Кульмач. Численность вида на новых местонахождениях небольшая, всего насчитывается ок. 25 экз. Во всех пунктах ширяш копетдагский сильно страдает от перевыпаса мелкого рогатого скота. Первые попытки по интродукции вида были безуспешными, поэтому мы вновь поставили опыты по размножению его в Центральном ботаническом саду АН ТССР. Декоративное растение.

Allium helicophyllum Vved. Копетдагский, преимущественно западнокопетдагский вид из секции *Mollium*. В северо-западном Копетдаге встречается на осыпно-щебнистых склонах и на выходах пестроцветных глин, в урочищах Уйлякушлюк, Таркасан, Кызылйылгын, Кульмач, Тргой, Искандер. Восточнее вид распространен на щебнистых склонах в полосе развития шибляка в урочищах Бами-Прохладного. Лук винтолистный трудно возобновляется семенами, поэтому необходимо изучение биологии вида и поиск новых местонахождений. Ценное декоративное и пищевое растение.

Salsola botschantzevii Kurbanov. Редкий северо-западнокопетдагский вид. Ранее отмечен для ряда пунктов северо-западного Копетдага (урочища Джекирдекли, Кызылчешме, Искандер) (Камелин, Курбанов, 1985). Впоследствии был найден в пестроцветных низкогорьях нижней террасы р. Сумбар, а также в окр. хребтов Кульмач и Тргой. Возможно, будет найден в

Иране. Повсюду солянка Бочанцева приурочена лишь к выходам пестроцветных глин. На всех участках вид страдает от постоянного перевыпаса, к тому же он весьма слабо возобновляется. Ценное кормовое растение.

Climacoptera czelekenica Pratov. Узколокальный западно-туркменский эндемический вид (условный эндемик Челекенского п-ва и прилегающих к нему островов и останцов). Своеобразный в системе рода вид, составляющий наиболее молодую ветвь одной из древнейших секций — *Ulotricha* Pratov рода *Climacoptera*. По-видимому, возникновение вида связано с плиоцен-плейстоценовыми трансгрессиями Каспийского моря, когда на освободившихся от морских вод побережьях происходило усиление аридизации климата, а также образование своеобразного рельефа (прибрежные останцы и ракушечные засоленные склоны). Возможно, тогда (в плиоцен-плейстоцене) с распадом ценозов шибляка более возвышенные останцовые формы рельефа занимали группировки *Salsola transhyrcanica* Iljin, а выровненные пониженные части западных низкогорий — *Climacoptera czelekenica*. Последний ныне в районе исследований встречается на специфичных местообитаниях — прибрежных ракушечных засоленных песчаных склонах.

Пока вид известен с островов Челекен и Дарджа, откуда был описан (Пратов, 1986). Растет в составе разреженных группировок *Salsola transhyrcanica*. Ценное кормовое растение.

В. Виды, потенциально уязвимые из-за ограниченного распространения в пределах СССР.

Aizoon hispanicum L. Редкий древнесредиземноморский вид, в пределах СССР заходящий в некоторые районы Западного Туркменистана, в том числе северо-западного Копетдага. Ранее нами отмечен для ряда пунктов северо-западного Копетдага (Камелин, Курбанов, 1985). В последние годы он найден в урочищах Уйлякушлюк, Терсакан, Кызылйылгын. На всех новых местонахождениях вид связан с пестроцветными ценозами шибляка.

Viola karakalensis Klok. Западнокопетдагский вид. Распространен значительно шире, чем указывалось раньше. В последние годы найден в ряде урочищ западного Копетдага (Бами, Тргой, Кульмач, Уйлякушлюк), а также на северных каменистых склонах, в урочищах Назарэкерем, Сапарчешме, хр. Большой Балхан. На всем протяжении ареала фиалка каракалинская приурочена к полосе развития древесно-кустарниковой растительности и арчевникам. Декоративное растение, заслуживающее введения его в культуру.

Tanacetopsis kjurendaghi Kurbanov. Редкий западнокопетдагский вид. Первоначально он был известен из одного местонахождения (урочище Тргой), откуда и описан (Курбанов, 1984). Впоследствии был найден значительно южнее на пестроцветных низкогорьях, в урочищах Уйлюкушлюк, Кульмач, Терсакан, а также на нижней террасе р. Сумбар (от совхоза Комсомол до местечка Терсакан). На всех местонахождениях вид связан преимущественно с ценозами полынно-солянковой растительности, реже — с пестроцветными арчевниками. Вид представляет научный интерес. Эфиромасличное.

Urospermum picroides (L.) Scop. ex F. W. Schmidt. Атлантико-древнесредиземноморский вид, заходящий на территорию Средней Азии лишь в северо-западном Копетдаге. Весьма редок, пока известен из урочищ Кызылйылгын, Пархай, Аккая. Здесь проходит северо-восточная граница его ареала. Численность во всех пунктах небольшая.

Clypeola aspera (Grauer) Turill. Древнесредиземноморский вид, находящийся на северных пределах ареала. Весьма редкое растение, приурочено к специализированным местообитаниям — сухим каменисто-щебнистым склонам в полосе развития ценозов шибляка. В районе исследований известен из двух пунктов (урочища Дойрон и Кызылйылгын), где насчитывается ок. 50 экз.

Pistacia vera L. Восточносредиземноморский вид. В северо-западном Копетдаге находится западная граница его естественного ареала в пределах Туркменистана. В нашем районе единственное местонахождение вида — урочище Теркасан. Здесь он встречается на обрывистых пестроцветных склонах и связан с ценозами шибляка и арчевников. На этом участке численность вида небольшая — всего насчитывается ок. 10 угнетенных экз., к тому же они страдают от вырубки на топливо. Ценное пищевое и дубильное растение. Интродуцирован в Центральном ботаническом саду АН ТССР.

Stelleropsis turcomanica (Czerniak.) Pobed. Узколокальный западнокопетдагский эндемичный вид. Весьма редкое растение, встречающееся лишь на приграничном хр. Палызан. Предпочитает открытые мелкоземистые щебнистые склоны с арчевниками. Ценное декоративное растение. Необходимо изучение биологии вида и поиск новых местонахождений в других частях Копетдага.

Amberboa moschata (L.) DC. Анатолийско-восточногирканский вид, заходящий в Среднюю Азию в районе г. Красноводска. Предпочитает пестроцветные глинистые склоны. Связан с полосой развития ценозов шибляка. Ценное декоративное и красильное растение. Необходим поиск новых местонахождений и интродукция его в Центральном ботаническом саду АН ТССР. Как редкое растение в Средней Азии оно заслуживает включения в «Красную книгу Туркменской ССР».

Fritillaria raddeana Regel. Западнокопетдагский вид находится на западных пределах ареала. На всем протяжении ареала он растет в составе ценозов шибляка, где предпочитает нижние пояса этой растительности. Страдает от постоянных сборов луковиц в пищу. Ценное декоративное и пищевое растение.

В районе исследований весьма редкое растение, известное лишь из урочища Дойрон. Всего насчитывается ок. 100 экз. Включен в «Красную книгу Туркменской ССР». Интродуцирован в Центральном ботаническом саду АН ТССР.

Таким образом, приведенные выше материалы о некоторых редких, исчезающих и эндемичных растениях северо-западного Копетдага и западных низкогорий и среднегорий Туркмении значительно дополняют новыми сведениями информацию о наиболее редких и интересных видах нашей флоры.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Камелин Р. В., Курбанов Дж. Исчезающие и редкие растения Северо-Западного Копетдага (Кюрендага) // Бот. журн. 1985. Т. 70, № 3. С. 409—418. — *Камелин Р. В., Курбанов Д.* О некоторых исчезающих и редких растениях западных низкогорий Туркмении // Бот. журн. 1987. Т. 72, № 3. С. 397—402. — *Курбанов Д. К.* Новый вид рода *Tanacetopsis (Asteraceae)* из Туркмении // Бот. журн. 1984. Т. 69, № 5. С. 692. — *Пратов У. П.* Род *Climacoptera* Botsch. (систематика, география, филогения и вопросы охраны). Ташкент: Изд-во ФАН УзССР, 1986. 68 с.

Центральный ботанический сад
АН ТССР
Ашхабад

Получено 14 V 1990

УДК 630.16 (571.6)

© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 7

А. И. Кудинов

О СОСТОЯНИИ НЕКОТОРЫХ РЕДКИХ ВИДОВ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ В УССУРИЙСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ И НА СОПРЕДЕЛЬНОЙ ТЕРРИТОРИИ

A. I. KUDINOV. ON THE CONDITION OF SOME RARE SPECIES OF WOOD PLANTS IN THE USSURIYSKY NATURE RESERVE AND IN THE NEIGHBOURING TERRITORIES

Приводятся сведения о состоянии некоторых видов древесных растений Уссурийского заповедника и сопредельной территории на современном этапе лесообразования. Рассматриваются причины слабой возобновляемости реликтовых растений.

На территории Уссурийского заповедника им. В. Л. Комарова произрастает 54 вида хвойных и лиственных деревьев (Флора..., 1978), из них 7 (13%) отнесено к редким видам растений советского Дальнего Востока (Куренцова, Харкевич, 1975; Харкевич, Качура, 1981), а такие виды, как тис остроконечный

Taxus cuspidata Siebold et Zucc. ex Endl., сосна густоцветковая *Pinus densiflora* Siebold et Zucc., можжевельник твердый *Juniperus rigida* Siebold, калопанакс семилопастной *Kalopanax septemlobus* (Thunb.) Koidz., занесены в Красную книгу СССР (1984), Красную книгу РСФСР (1988).

Хозяйственное освоение сопредельных с заповедником лесных территорий сопровождалось рубками главного пользования и пожарами, что существенным образом изменило среду обитания редких древесных видов и несомненно сказалось на их жизненных процессах, в частности на возобновляемости, взаимоотношениях с другими многочисленными древесными породами и, в конце концов, определило общую численность их в сообществах. Если эта сторона жизни таких растений, как тис, сосна, можжевельник, нашла свое отражение в научной литературе (Куренцова, 1956, 1964, 1968; Урусов, 1976, и др.), то для калопанакса, мелкоплодника ольхолистного *Sorbus alnifolia* (Siebold et Zucc.) C. Koch она еще требует своего освещения.

Работа проведена в девственных лесах Уссурийского заповедника и во вторичных фитоценозах сопредельной территории путем сочетания маршрутных обследований с временными и стационарными наблюдениями на более чем 40 пробных площадях, 22 из которых являются постоянными. Длительность наблюдений на постоянных пробных площадях колебалась от 20 до 60 лет. Маршрутные обследования позволили выяснить общую картину распространения редких и некоторых особо ценных древесных видов растений, наблюдения на пробных площадях позволили дать им количественную оценку, а долговременные наблюдения — определить динамику численности видов на разных стадиях возрастных и восстановительных смен основных эдификаторов.

Taxus cuspidata в заповеднике отмечен в горных широколиственно-пихтово-еловых, широколиственно-кедрово-еловых, широколиственно-чернопихтовых и широколиственно-кедровых лесах. В долинных лесах он не обнаружен. Деревья этой породы в фитоценозах встречаются редко в виде одиночных особей или по 2—3 ствола. Размеры их разные — до 130 см диам. на высоте груди и до 20 м выс. Стволы, как правило, с дуплами или поражены гнилью, вершины в большинстве частично обломаны. Семяносит тис периодически, иногда обильно, однако подрост либо отсутствует, либо представлен одним или несколькими экземплярами неподалеку от материнских растений. Так, например, на одной из пробных площадей в 1926 г. было зарегистрировано 1 дерево тиса, по истечении 60 лет — 3, появился под пологом и подрост в количестве 7 экз. выс. 25—50 см. Нужно отметить, что за истекшее время на участке коренным образом изменилась эколого-фитоценотическая обстановка. Прежний, довольно мощный 220—240-летний кедрово-еловошироколиственный древостой под воздействием ураганных ветров был разрушен, а в новом поколении преобладание перешло к широколиственным породам. Во вторичных лесах сопредельной с заповедником территории тис также редок. Сохранившиеся после лесозаготовок и пожаров старые деревья периодически семяносят, но тенденции к увеличению численности возобновления тиса не обнаружено. Из состава многих фитоценозов тис выпал из-за лесных пожаров 30—60-х гг. нашего столетия, а восстановление его без помощи человека, за редким исключением, вряд ли возможно. Г. Э. Куренцова (1968) предполагает, что одним из лимитирующих факторов увеличения численности тиса в лесных сообществах является поедание молодых растений копытными, в то время как А. А. Стогий (1934) считает хвою этого растения для животных ядовитой, вызывающей отравление и даже смерть. Мы не исключаем отрицательного воздействия животных на естественное возобновление тиса и рассматриваем его как одну из причин.

Бессистемные рубки леса и особенно пожары снижают численность этой породы в фитоценозах и препятствуют ее естественному возобновлению, однако главной причиной слабого и редкого возобновления тиса нужно признать недостаток в природе его семян как в силу малочисленности семяносящих деревьев, так и поедания семян животными. Всходы редки и подвержены воздействию многих неблагоприятных факторов среды.

Pinus densiflora в заповеднике произрастает только на горе Змеинка в дубняках в виде одиночных деревьев или группами. Общая площадь лесов с участием сосны не превышает 6 га. Сосново-дубовые растительные группировки приурочены к крутым южным склонам гор и скальным обнажениям с мелкими каменистыми или примитивными почвами. Только благодаря способности переносить крайне неблагоприятные условия среды сосна смогла сохраниться в весьма жестких условиях заповедника. До конца 50-х годов нашего столетия неоднократные пожары постоянно трансформировали сосново-дубовые фитоценозы в сторону усиления позиций дуба монгольского *Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb., обусловливая преждевременную гибель сосновых деревьев, уничтожая подрост. В. Н. Смагин (1956) под пологом сосново-дубового леса этих мест насчитывал до 10 тыс. экз / га самосева (всходов) и подроста, 80% из них приходилось на долю кедра и сосны, а 15% — на долю дуба и других пород. От общей численности молодых растений, достигавших к 10 годам 20—25 см, подрост сосны составлял всего 5%. Самосев обеих хвойных пород терял хвою и погибал вследствие сильного просыхания верхнего горизонта почвы. В течение последних 40 лет сосновые участки не прогорали, поэтому положение *Pinus densiflora* в сосново-дубовых фитоценозах выглядит относительно стабильно. Однако в ближайшей перспективе вряд ли можно ожидать расширения площадей с участием сосны в описываемом месте.

На сопредельной с заповедником территории сосна обнаружена в нескольких пунктах. В Шкотовском р-не сосна встречена в бассейне р. Артемовки в 6—7 км от горы Змеинка вниз по ее течению на четырех изолированных друг от друга участках, площадь каждого из которых колеблется от 1 до 2 га. Сосново-дубовые фитоценозы здесь занимают крутые юго-восточные склоны с мелкими каменистыми почвами. Рост древостоев сосны соответствует IV—V классам бонитета, дуба — Va. Сосна периодически семяносит, в иные годы довольно обильно. Участки не подвергались воздействию огня уже более 30 лет. Естественное возобновление сосны протекает успешно, в подросте насчитывается от 2 до 5 тыс. экз / га, причем молодые растения существуют под смешанным сосново-дубовым пологом сомкнутостью 0.6—0.7 в течение 10—15 лет и более. Особенно многочисленны всходы и подрост сосны на участках, взрыхленных копытными животными, так называемых «выгревах». Угнетенный подрост сосны хорошо переносит пересадку на открытую местность. Приживаемость первого года составляет 95%, второго — 90%, на третий год растения усиливают прирост годичного побега по высоте с 2—3 см до 20—25 см, а затем — до 40 см и более. В зимний период хвоя и молодые побеги сосны поедаются косулями и изюбрами с большей охотой, нежели побеги других хвойных пород. Отрадно то, что на всех четырех обследованных участках под полог почти чистых дубняков, окружающих сосново-дубовые фитоценозы, отмечено внедрение подроста сосны, а также кедра корейского *Pinus koraiensis* Siebold et Zucc., пихты цельнолистной *Abies holophylla* Maxim. и ели аянской *Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr. Правда, численность подроста кедра, пихты и ели в сравнении с сосновым очень мала, и эти виды не получат здесь должного развития ввиду гораздо большей требовательности их к условиям среды, следовательно, конкуренцию сосне они не составят.

В других пунктах сопредельной территории сосна занимает разные по площади участки от 0.5 до нескольких гектаров. Например, в Уссурийском р-не, бассейн рек Комаровки и Раковки, сосново-дубовые фитоценозы с минимальной площадью (0.5 га) встречены в трех местах, состояние их примерно такое, как в вышеописанном случае. Наибольшее распространение и площадь имеют сосновые древостои в бассейне р. Илистой Михайловского р-на (Куренцова, 1956). Здесь участки дубового леса, огражденные от пожаров, успешно восстанавливаются сосной, таким образом, проявляется тенденция к расширению площади сосновой формации.

Kalopanax septemlobus на территории заповедника встречается в дубовых, широколиственно-кедровых, широколиственно-чернопихтовых и широколиственно-кедрово-еловых фитоценозах, преимущественно в свежих и влажных типах леса. В составе древостоев он, как правило, представлен отдельно стоящими особями, изредка — группами из 3—5 экз. Плодоносит периодически, иногда обильно. Однако в составе подроста при естественном возобновлении древесных пород встречается редко, в количестве 3—5, в лучшем случае нескольких десятков экземпляров на 1 га. Подрост умеренно теневынослив. В высокосомкнутых фитоценозах живет 3—5 лет. Из спящих почек формируются порослевые побеги, но, в конце концов, если не меняется в лучшую сторону световая обстановка, все растение погибает. В среднесомкнутых насаждениях растет вполне удовлетворительно. В условиях полной освещенности ежегодный прирост по высоте у подроста достигает 40 см и более. Семена после созревания долго не опадают (приходилось наблюдать висящие семена еще в декабре — январе), склевываются птицами. Опавшие на почву проходят длительный семенной покой и тоже во множестве гибнут. В природе наблюдается постоянный дефицит семян. Молодые растения в зимне-весенний период охотно поедаются копытными (изюбрь, пятнистый олень, косуля). Все это, на наш взгляд, лимитирует увеличение численности калопанакса в лесах заповедника.

Что касается сопредельной с заповедником территории, то положение калопанакса во вторичных лесах не может оцениваться однозначно. В некоторых ценозах благодаря рубкам и неоднократным пожарам это растение исчезло, в других оно сохранилось. На свежих вырубках, в несомкнувшихся еще молодняках и в 20—30-летних древостоях численчость калопанакса может даже в несколько раз превышать число особей этой породы в коренных сообществах. Единственным объяснением такому явлению служит благоприятное изменение эколого-фитоценотической обстановки, прежде всего световой. Так, например, на свежих вырубках кленово-лещиново-грабовых кедровников нами иногда насчитывалось несколько десятков экземпляров подроста в возрасте 2—5 лет, в сомкнувшихся молодняках этого же типа леса — полтора-два десятка, а в 20—30-летних древостоях — до 10 стволов на 1 га. Е. Д. Солодухиным (1957) в 40—50-летних вторичных лесах Владивостокского лесхоза были обнаружены участки, где на 1 га насчитывалось жизнеспособного самосева и подроста в возрасте 1—5 лет — 1700, 6—10 лет — 800, 11—15 лет — 200 шт. С течением времени по мере формирования фитоценоза большая часть молодых растений калопанакса отмирает, не вынося мощной конкуренции многочисленных лиственных пород. Следовательно, своевременный уход позволил бы сохранить значительную часть подроста этой породы.

Sorbus alnifolia на территории заповедника произрастает в виде единичной примеси в горных хвойно-широколиственных лесах. В большей мере характерен для фитоценозов свежих и влажных типов кедровых и чернопихтовых лесов, нежели других формаций. В дополнение к имеющимся морфометрическим данным по этой породе следует сказать, что в бассейне р. Артемовки в 1961 г. нами было обнаружено дерево мелкоплодника диаметром на высоте груди 60 см; в бассейне р. Комаровки неоднократно обмеряли стволы по 36—40 см диам., в литературе (Строгий, 1934; Васильев, 1938; Цымек, 1956; Солодухин, 1962; Усенко, 1969) приводятся размеры, не превышающие 25—30 см. В сравнении с калопанаксом мелкоплодник в коренных сообществах встречается гораздо чаще и участвует в составе фитоценозов большим числом особей. Плодоносит регулярно и довольно обильно. Плоды поедаются животными. Возобновляется слабо, в составе подроста разного возраста встречается единично, редко достигая 1—2% от общей численности (10—15 тыс. экз / га) всех древесных пород. Сравнительно теневынослив, растет медленно. Основным лимитирующим фактором увеличения численности мелкоплодника в девственных лесах заповедника, на наш взгляд, является недостаток семян.

Во вторичных лесах соседней с заповедником территории мелкоплодник также немногочислен. Однако на первых этапах восстановительных смен (формирование молодняка) численность его подроста в свежих местопроизрастаниях хвойно-широколиственных лесов может достигать 2—3 и более сотен экземпляров на 1 га, в древостоях 40—60-летнего возраста она сокращается до 2—5 десятков. Столь большой отпад является следствием сложных межвидовых отношений многочисленных древесных пород.

Таким образом, состояние тиса остроконечного, сосны густоцветковой, калопанакса семилопастного, мелкоплодника ольхолистного в девственных лесах Уссурийского заповедника на современном этапе можно считать относительно стабильным. Усиление позиций трех последних видов возможно только в случае коренного изменения эколого-фитоценотических условий, связанных с разрушением коренных сообществ, и поддержания в формирующихся вторичных лесах обстановки, благоприятной для их произрастания. В лесах сопредельной территории на начальных этапах формирования фитоценозов наблюдается некоторое усиление роли калопанакса и мелкоплодника, а с прекращением воздействия огня — сосны густоцветковой. Эту тенденцию можно закрепить своевременным проведением рубок ухода. Тис остроконечный и в этих лесах не проявляет себя как прогрессирующая порода.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Васильев Я. Я. Лесные ассоциации Супутинского заповедника // Тр. Горнотаежной станции ДВФ АН СССР. Владивосток, 1938. Т. 2. С. 5—136. — *Красная* книга РСФСР. Растения. М.: Агропромиздат, 1988. 551 с. — *Красная* книга СССР. Т. 2. М.: Лесная промышленность, 1984. 479 с. — *Куренцова Г. Э.* Формация сосны могильной в Приморском крае // Тр. ДВФ АН СССР. Сер. ботан. М.; Л.,1956. Вып. 3(5). С. 93—104. — *Куренцова Г. Э.* Тис остроконечный и береза Шмидта в юго-западном Приморье // Охрана природы на Дальнем Востоке. Тр. ДВФ АН СССР. 1964. Вып. 2. С. 53—61. — *Куренцова Г. Э.* Растительность Приморского края. Владивосток: Дальневосточное кн. изд-во, 1968. 192 с. — *Куренцова Г. Э., Харкевич С. С.* Задачи охраны и использование редких видов растений на советском Дальнем Востоке // Бюл. ГБС АН СССР. 1975. Вып. 95. С. 77—84. — *Смагин В. Н.* Леса бассейна р. Уссури. М.: Наука, 1965. 272 с. — *Солодухин Е. Д.* Сохраним диморфант // Лесное хозяйство. 1957. № 3. С. 20—21. — *Солодухин Е. Д.* Деревья, кустарники и лианы советского Дальнего Востока. Уссурийск: Приморское кн. изд-во, 1962. 221 с. — *Строгий А. А.* Деревья и кустарники Дальнего Востока. М.: ОГИЗ; Хабаровск: Дальгиз, 1934. 235 с. — *Урусов В. М.* Ценотическая роль, состояние и пути сохранения некоторых хвойных пород Приморья // Охрана природы на Дальнем Востоке. Владивосток: Приморское кн. изд-во, 1976. С. 37—45. — *Усенко Н. В.* Деревья, кустарники и лианы Дальнего Востока. Хабаровск: Хабаровское кн. изд-во, 1969. 416 с. — *Флора* и растительность Уссурийского заповедника. М.: Наука, 1978. 270 с. — *Харкевич С. С., Качура Н. Н.* Редкие растения советского Дальнего Востока и их охрана. М.: Наука, 1981. 232 с. — *Цымек А. А.* Лиственные породы Дальнего Востока, пути их использования и воспроизводства. Хабаровск: Хабаровское кн. изд-во, 1956. 328 с.

Уссурийский заповедник
Биолого-почвенного института
ДВО АН СССР

Получено 28 IV 1990

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92(47+57):581.5
© 1991 г.

ЛЕОНИД ЕФИМОВИЧ РОДИН (1907—1990)

R. V. KAMELIN, I. V. BORISOVA, B. K. GANNIBAL. LEONID EFIMOVICH RODIN (1907—1990)

4 II 1990 г. в возрасте 83 лет скончался Л. Е. Родин — выдающийся советский эколог и геоботаник, один из наиболее известных за рубежом представителей советской ботаники, почетный член Всесоюзного Ботанического и Всесоюзного Географического обществ и экологических обществ США и Канады.

Профессор Л. Родин родился 22 II 1907 г. в Варшаве, в семье служащего. Он закончил общеобразовательную школу в Полтаве и биологический факультет Ленинградского университета, где его учителями были Н. А. Буш, А. П. Шенников и А. А. Корчагин. Еще в студенческие годы Л. Е. пришел в Гербарий Главного ботанического сада СССР и участвовал в экспедициях (ГБС) по лугам Северной Двины и по растительности южной Осетии. С 1933 г. до конца своих дней Л. Е. работал в отделе геоботаники БИН АН СССР, где 20 лет возглавлял лабораторию растительности аридной зоны (1964—1983) и 10 лет заведовал отделом (1970—1980). С 1931 г. он связал свою научную судьбу со Средней Азией, где исследовал хвойные леса хр. Кетмень. Именно тогда был найден и описан Л. Е. наиболее перспективный для массовой культуры каучуконос кок-сагыз *Taraxacum kok-saghyz* Rodin. В дальнейшем Л. Е. вел полевые работы в различных районах СССР и всего мира, но основной круг его научных интересов включал прежде всего аридные регионы Средней Азии. Ученая степень кандидата биологических наук была ему присвоена в 1935 г. по совокупности работ (без защиты), докторскую же диссертацию он защитил в 1958 г. по растительности Западной Туркмении, опубликовав по ее материалам две монографии — «Динамика растительности пустынь (на примере Западной Туркмении)» (1961) и «Растительность пустынь Западной Туркмении» (1963). В них он обосновал оригинальную, эколого-биоморфо-доминантную по сути, классификацию растительности среднеазиатских пустынь, особое внимание уделив генезису и развитию специфических ландшафтов — такыров с их своеобразной слоевцовой растительностью. Исследования Л. Е. по динамике глинистых и щебнистых пустынь Западной Туркмении были в подлинном смысле пионерскими.

Глубокое знание растительности среднеазиатских пустынь позволило Л. Е. выполнить ряд крупных обобщающих работ: «Карта растительности Средней Азии и Южного Казахстана» М 1 : 1 000 000, разделы по Турану для «Карты растительности СССР» М 1 : 4 000 000 и в коллективной монографии «Растительный покров СССР» (1956). Л. Е. Родину принадлежат также важные разделы, оригинально трактующие растительность аридных равнин СССР в их взаимосвязи с другими компонентами природной среды в таких крупных географических сводках как «Очерки природы Кара-Кумов» (1955), «Средняя Азия» (1958, 1968) и других.

Л. Е. Родин стоял у истоков работ по изучению биологической продуктивности наземных сообществ в СССР, да и, пожалуй, во всем мире. С 1965 по 1976 г. Л. Е. был заместителем председателя Советского национального комитета по Международной биологической программе и председателем комитета «Продуктивность наземных сообществ». В соавторстве с Н. И. Базилевич Родиным была создана первая в мировой литературе сводка «Динамика органического вещества и биологический круговорот зольных элементов и азота в основных типах растительности Земного шара» (1965), а также подробные «Методические указания к изучению динамики и биологического круговорота веществ в фитоценозах» (1968). Кроме того, Л. Е. был организован целый ряд международных симпозиумов и всесоюзных совещаний по различным аспектам изучения биологической продуктивности, результаты которых публиковались в монографиях и тематических сборниках. Работы по изучению продуктивности аридных сообществ дали жизнь и такому важному для развития экологии в СССР детищу Л. Е. Родина, как комплексные стационарные исследования на базе Репетекской песчано-пустынной станции, сплотившие крупный коллектив геоботаников, экологов и экофизиологов, а также биогеографов, почвоведов и зоологов. Именно здесь выросли и многие видные специалисты, продолжившие исследования Л. Е. в других районах СССР и в Монголии.

Бадхызская комплексная экспедиция была последним крупным начинанием Л. Е., о выходе в свет первого тома итогов исследований этого интереснейшего региона СССР Л. Е. еще смог узнать. Успел он передать и рукопись книги, над которой работал в последние годы жизни — «Роль пожаров в динамике растительности Земного шара». Всего же его перу принадлежит более 250 научных работ.

Л. Е., безусловно, был не только талантливым биологом и экологом, но и крупным географом-путешественником. Один из тех, кто фактически закрывал последние «белые пятна» на карте нашей Родины, он участвовал в первой экспедиции в Заунгузские Каракумы и в первой съемке района плато Эшекангыран-кыр и впадины Акчакая (1935 г.). Довелось Л. Е. побывать и во многих зарубежных странах. Осенью и зимой 1940—1941 гг. он был вторым после Н. И. Вавилова советским ботаником, изучавшим природу и сельское хозяйство Афганистана. В 1947 г. Л. Е. — участник экспедиции АН СССР в Южную Америку (главным образом в Бразилию). В 1958—1959 гг. он работает в Египте и Сирии, в 1961 г. — в Индии, в 1963—1964 гг. — снова в Египте. В 1967—1968 гг. он руководит работами по исследованию пастбищ Алжира (от приморских районов до центральной Сахары). Кроме того, Л. Е. участвовал в научных заседаниях и совещаниях во множестве стран мира, в том числе представлял нашу страну на пяти Ботанических конгрессах. Неудивительно, что Л. Е. Родин был теснейшим образом связан со Всесоюзным Географическим обществом. Еще до войны он был секретарем Отделения физической географии Общества (1933—1940 гг.), в 1956—1965 гг. — Главным ученым секретарем и членом Президиума Общества. Таким образом, Л. Е. Родин непосредственно и тесно сотрудничал с большинством географов нашей страны, особенно по линии издания «Известий Всесоюзного Географического общества», где долгие годы был заместителем главного редактора этого издания. Входил он и в состав редколлегии «Ботанического журнала», был членом Президиума и Совета Всесоюзного Ботанического общества.

Благодаря исключительной организованности и аккуратности, Л. Е. умел совмещать обширную научную и научно-организационную работу с педагогической и общественной деятельностью. Он читал курсы «География растений» (в Ленинградском педагогическом институте) и «Пустыни Мира» (в Ленинградском университете), руководил работой аспирантов и соискателей, консультировал докторские диссертации. Вступив в партию в годы войны, Л. Е. не избегал и ответственной партийной работы.

Исключительно большой вклад внес Л. Е. Родин в восстановление доброго имени и научных заслуг Н. И. Вавилова, общением с которым еще в молодые годы всегда гордился. Он редактировал и наиболее полное собрание трудов Н. И. Вавилова — «Избранные сочинения» в 5-ти тт., и целый ряд более популярных его работ, принимал активнейшее участие в выпуске воспоминаний о Н. И. Вавилове и трудов других авторов, посвященных этому выдающемуся ученому и человеку.

Несомненно влияние Н. И. Вавилова на то, что Л. Е. Родин стал одним из выдающихся популяризаторов науки. Его популярные книги «Пять недель в Южной Америке» (1949, 1952, 1954), «Путешествие в тропики» (1955), «В стране глубоких колодцев» (1962), «На разных широтах» (1988), написанные прекрасным языком, точные с фактической стороны и богато иллюстрированные оригинальными фотографиями, сыграли важную роль в пропаганде как ботанической, так и географической науки, особенно среди молодежи.

Отличаясь особой скромностью и деликатностью, Л. Е. никогда не претендовал на высокие академические чины или звания. О наградах же, заслуженных им как на фронте, так и на научном поприще (а он был награжден орденами Трудового Красного Знамени, «Знак почета», орденом Отечественной войны 2-й степени, медалями «За оборону Ленинграда», «За победу над Германией» и др.), пожалуй, немногие и знали. Дважды он был удостоен самой престижной в области ботаники премии АН СССР им. В. Л. Комарова (1958, 1966), стал он и лауреатом первой премии им. В. Р. Вильямса (1974).

Л. Е. Родин работал буквально до последних дней жизни, превозмогая изнурительную болезнь. Еще за месяц до кончины он в последний раз пришел в родную лабораторию растительности аридной зоны, которой он отдал почти четверть века. Светлая память о Л. Е. Родине — ученом и замечательном человеке навсегда останется с нами, а его научные труды, будем надеяться, еще послужат многим поколениям ботаников, избравшим нелегкий, но столь важный ныне путь эколога и фитоценолога.

СПИСОК ОСНОВНЫХ НАУЧНЫХ ТРУДОВ Л. Е. РОДИНА

1932. Кетменский хребет (предварительное сообщение) // Экспедиции Академии Наук СССР. 1931 г. М.: Изд-во АН СССР, С. 163—164.

1933. Ботанико-географический очерк северного склона Джунгарского Алатау // Изв. ГГО. Т. 65, вып. 4. С. 296—319.

Типы степей Нижнего Заволжья // Бот. журн. Т. 18, № 4. С. 299—306.

Taraxacum kok-saghyz Rodin spec. nova (описание нового ценнейшего советского каучуконосного растения кок-сагыз) // Тр. БИН. Сер. I. Систематика и география высших растений. 1. С. 187—190.

1934. В полупустыне Восточного Заволжья // Экспедиции Академии Наук СССР в 1934 г. М.: Изд-во АН СССР, С. 106—111. (Совместно с Л. А. Смирновым).

Еьники Джунгарского Алатау и Кетменского хребта // Тр. I Всесоюз. географ. съезда. Вып. 3. Л. С. 339—342.

Материалы к познанию лесов Тянь-Шаня. Ельники Джунгарского Алатау // Тр. БИН. Сер. 3. Геоботаника. Вып. 1. С. 273—300.

Материалы к познанию лесов Тянь-Шаня. Ельники Кетменского хребта // Изв. ГГО. Т. 66, № 1. С. 123—147.

Типы зональной растительности Сыртовой части Заволжья // Тр. комиссии по ирригации АН СССР. Т. 2. С. 19—70.

1938. Ассоциации растительного покрова Северных и Заунгузских Кара-Кумов // Советская ботаника. № 3. С. 134—135.

1939. Географический очерк равнины Эшек-Анкрен-кыр в Центральных Кара-кумах // Изв. ГГО. Т.71, № 3. С. 325—353. (Совместно с Б. А. Петрушевским).

Карта растительности СССР М 1 : 5 000 000. Л.: Изд-во АН СССР. (Совместно с коллективом авторов отдела геоботаники БИН).

1940. Основные черты растительного покрова Северных (Заунгузских) Кара-Кумов // Природные ресурсы Кара-Кумов. Ч. 1. М.: Изд-во АН СССР. С. 61—106.

1945. Географические сдвиги в хлопководстве Афганистана // Изв. ВГО. Т. 77, № 3. С. 155—160. (Совместно с А. К. Маркиным).

1946. Выжигание растительности как прием улучшения злаково-полынных пастбищ // Советская ботаника. Т. 14, № 3. С. 147—162.

1948. Материалы к изучению растительности Северных и Заунгузских Кара-Кумов // Тр. БИН. Сер. 3. Геоботаника. Вып. 5. С. 121—272.

1949. О новой карте растительности мира издания 1948 г. // Изв. ВГО. Т. 81, вып. 5. С. 544—547. (Совместно с Е. М. Лавренко, А. М. Семеновой-Тян-Шанской, С. Я. Соколовым).

1950. Объяснительный текст к карте орошения земель южных районов Украины и северных районов Крыма на базе строительства Каховской гидроэлектростанции на р. Днепре, Южно-Украинского и Северо-Крымского каналов. М.: Изд-во АН СССР. С. 1—34. (Совместно с В. А. Ковдой, О. А. Вадковской, Н. А. Ногиной и др.).

Пояснительный текст к карте растительности европейской части СССР (раздел «Пустыни») М.; Л.

1951. Государственная защитная лесная полоса Саратов-Астрахань (левый берег) // Тр. Комплексной научной экспедиции по вопросам полезащитного лесоразведения. М. Т. 1, вып. 1. С. 202—262. (Совместно с Е. Н. Ивановой и др.).

Государственная защитная лесная полоса Чапаевск-Владимировка // Там же. С. 395—448. (Совместно с Н. И. Базилевич, К. А. Гавриловым, И. В. Борисовой).

Задачи геоботанических исследований в целях содействия строительству Главного Туркменского канала // Изв. ВГО. Т. 83, вып. 3. С. 241—254.

1953. Изменение почв такыров под влиянием растений // Почвоведение. № 11. С. 26—42. (Совместно с Н. И. Базилевич, Е. И. Рачковской, А. Г. Калашниковой и др.).

О роли биологических факторов в образовании такыров на трассе Главного Туркменского канала // Бот. журн. Т. 38, № 1. С. 3—30. (Совместно с Н. И. Базилевич, М. М. Голлербахом, М. А. Литвиновым и др.).

О сезонной ритмике тропического леса // Бот. журн. Т. 38, № 4. С. 485—496.

1954. Биогеоценозы такыров и их генезис // Вопросы ботаники. Т. 2. С. 713—725. (Совместно с М. М. Голлербахом).

Особенности малого биологического круговорота в различных почвенно-растительных зонах // ДАН СССР. Новая серия. Т. 47, № 6. С. 1061—1064. (Совместно с Н. И. Базилевич).

Роль растительности в образовании такыров и их комплексов // Пустыни СССР и их освоение. Т. 2. С. 392—413.

1955. Геоботаническая карта СССР (М 1 : 4 000 000). М.: Изд-во АН СССР. (Совместно с Б. Н. Городковым, Т. И. Исаченко, Е. М. Лавренко и др.).

Карта пастбищ Западной Туркмении и прилегающих частей Узбекистана и Казахстана // Тр. Арало-Каспийской комплексной экспедиции АН СССР. Вып. 4. С. 73—83. (Совместно с Н. Н. Пельтом).

Карта пастбищ Кара-Кумов и прилегающих территорий // Очерки природы Кара-Кумов. М.: Изд-во АН СССР. (Совместно с Н. Н. Пельтом).

К вопросу о генезисе и эволюции такыров и их мелиорации // Вопросы освоения земель Средней Азии. Тр. Арало-Каспийской комплексной экспедиции АН СССР. Вып. 4. С. 97—183. (Совместно с Н. И. Базилевич).

О круговороте зольных элементов и азота в некоторых пустынных биогеоценозах // Бот. журн. Т. 40, № 1. С. 1—17. (Совместно с Н. И. Базилевич).

Рельеф, почвы, растительность // Очерки природы Кара-Кумов. М.: Изд-во АН СССР. С. 18—210. (Совместно с В. Н. Куниным, Э. М. Мурзаевым).

1956. Влияние деятельности человека на образование такыров // Такыры Западной Туркмении и пути их хозяйственного освоения. М.: Изд-во АН СССР. С. 104—108.

Высшие растения и запасы семян на такырах // Там же. С. 30—37. (Совместно с Р. В. Суховерко).

Горные дерновиннозлаковые степи // Растительный покров СССР. Ч. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 719—729.

Горные луговые степи и остепненные луга // Там же. С. 708—709.

Карта растительности зарубежной Азии. М 1 : 20 000 000 // Зарубежная Азия. Физическая география. М.: Учпедгиз. (Совместно с Е. М. Лавренко, А. М. Семеновой-Тян-Шанской, А. А. Юнатовым).

Луга и травяные болота // Растительный покров СССР. Ч. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 475—552. (Совместно с Л. А. Соколовой, Е. В. Шифферс, А. Н. Лукичевой).

Малый биологический круговорот и эволюция ландшафтов (на примере Кызыл-Арватской подгорной равнины) // Такыры Западной Туркмении и пути их сельскохозяйственного освоения. М.: Изд-во АН СССР. С. 111—212. (Совместно с Н. И. Базилевич).

О роли растительности в формировании и эволюции такыров Мешед-Мессерианской аллювиально-дельтовой равнины // Там же. С. 222—279. (Совместно с Н. И. Базилевич).

Полукустарничковые полынные и солянковые пустыни // Растительный покров СССР. Ч. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 731—796. (Совместно с Н. И. Рубцовым).

Разреженная растительность гор степной и пустынной зон // Там же. С. 840—847. (Совместно с Е. М. Лавренко).

Растительность аридных и субаридных областей СССР и ее использование // Вопросы географии (сб. статей для 8-го Международного географического конгресса). М.: Изд-во АН СССР. С. 206—216.

Саксаульники и кустарниковые пустыни // Растительный покров СССР. Ч. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 797—824.

Слоевищная растительность такыров // Там же. С. 829—834.

Такыры низменных Кара-кумов // Такыры Западной Туркмении и пути их сельскохозяйственного освоения. М.: Изд-во АН СССР. С. 280—297. (Совместно с Н. И. Базилевич).

1957. Из истории земель древнего орошения Хорезма // Изв. ВГО. Т. 89, № 6. С. 516—535. (Совместно с Б. В. Андриановым, Н. И. Базилевич).

Карта растительности Средней Азии. М 1 : 1 000 000. Рига: Изд-во АН СССР. (Совместно с Е. П. Коровиным, Н. И. Рубцовым, М. П. Петровым и др.).

1958. Динамика растительности пустынь (на примере Западной Туркмении) // Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л. 61 с.

Классификация растительности пустынь равнинной Средней Азии // Бот. журн. Т. 43, № 1. С. 1—13.

Типы растительности. Растительность равнин // Средняя Азия. М.: Изд-во АН СССР. С. 300—320.

1959. Pasture and geobotanical regionalization in Syria. Damascus. Ministr. of Agric. Mimeo. 63 p.

1960. О динамике органического вещества и биологическом круговороте азота и зольных элементов в некоторых пустынных сообществах // Тр. МОИП. Т. 3. С. 229—246.

1961. Динамика растительности пустынь (на примере Западной Туркмении). М.; Л.: Изд-во АН СССР. 227 с.

1962. Отчет о командировке в Индию. М.: ВИНИТИ. 11 с.

1963. Методические указания к изучению биологического круговорота зольных веществ и азота наземных растительных сообществ в основных природных зонах умеренного пояса // Бот. журн. Т. 48, № 6. С. 869—877. (Совместно с Н. П. Ремезовым, Н. И. Базилевич).

Растительность пустынь Западной Туркмении. Л.; М.: Изд-во АН СССР. 309 с.

1964. Ареалы растений Южной Америки (карты) // Физико-географический атлас мира. М.: ГУГК. С. 170—171.

Биологическая продуктивность основных типов растительности северного полушария Старого Света // ДАН СССР. Т. 157, № 1. С. 215—218. (Совместно с Н. И. Базилевич).

Ботанико-географические доминионы и ареалы растений. Южная Америка (карта) // Физико-географический атлас мира. М.: ГУГК. С. 287.

Карта растительности Южной Америки // Там же. С. 170—171.

Круговорот зольных элементов и азота в основных типах растительности северного полушария Старого Света // ДАН СССР. Т. 156, № 1. С. 78—81. (Совместно с Н. И. Базилевич).

Ландшафтное разделение гор Средней Азии и географические проблемы их освоения // Проблемы ландшафтоведения горных стран (Материалы VI Всесоюз. совещ. по вопросам ландшафтоведения). Алма-Ата. С. 19—31. (Совместно с И. П. Герасимовым, Р. П. Зиминой).

Ландшафты Сирийской пустыни // Тр. БИН. Сер. 3. Геоботаника. Вып. 16. С. 301—312. (Совместно с Б. В. Виноградовым).

Пастбища и геоботаническое районирование Сирийской Арабской Республики // Там же. С. 253—300.

Preliminary report on the investigation of sandy areas of the UAR. United Arab Republic. Cairo. Ministry of Scientific Research. Desert Institute. 29 p.

Principles of the Russian geobotanical School and its practical application. Cairo. Ministry of Scientific Research. Desert Institute. 13 p.

1965. Главнейшие этапы развития обзорного картографирования растительности континентов // Бот. журн. Т. 50, № 9. С. 1268—1275. (Совместно с В. Б. Сочавой и др.).

Динамика органического вещества и биологический круговорот зольных элементов и азота в основных типах растительности Земного шара. М.; Л.: Наука. 253 с.

О биологической продуктивности растительного покрова // Проблемы современной ботаники. Т. 1. Л.; М.: Наука. С. 237—243. (Совместно с Н. И. Базилевич).

Подвижные пески в оазисах ОАР // Вестн. АН СССР. С. 83—84.

Сравнительный анализ круговорота зольных элементов и азота в некоторых пустынных почвах Азии // География и классификация почв Азии. М.: Наука. С. 79—104. (Совместно с Н. И. Базилевич).

1966. The biological productivity of the main vegetation types in the Northern Hemisphere of the Old World // Forestry Abstracts Leading Article Series N 38. Vol. 27, N 3. P. 369—372. (Совместно с N. I. Bazilevich).

1967. Международная биологическая программа (МБП) // Растит. ресурсы. Т. 3, вып. 4. С. 485—489.

1968. Биологическая продуктивность наземных растительных сообществ // Основные проблемы современной геоботаники. Л.: Наука. С. 41—45.

Исследования биологической продуктивности пустынных фитоценозов в Юго-Восточных Каракумах // Проблемы освоения пустынь. № 2. С. 86—93. (Совместно с Ю. М. Мирошниченко).

Методические указания к изучению динамики и биологического круговорота в фитоценозах. Л.: Наука. 143 с. (Совместно с Н. П. Ремезовым, Н. И. Базилевич).

Растительность // Средняя Азия. М.: Наука. С. 224—267. (Совместно с Е. П. Коровиным, Н. Н. Пельтом, Н. И. Рубцовым).

Production and mineral cycling in terrestrial vegetation. Edinburgh. Oliver and Boyd Ltd. 288 p. (Совместно с N. I. Bazilevich).

World distribution of plant biomass // Funktioning of terrestrial ecosystems at the primary production level. Proceedings of the Copenhagen Symposium. Paris. UNESCO. P. 45—52. (Совместно с N. I. Bazilevich).

1970. Carte de paturages ... // Etudes geobotaniques des paturàges du secteur ouest du departement de Medea de la republique Algerienne democratique et populaire. 1-e partie (textes). L.: Naouka. P. 22—35. (совместно с B. V. Vinogradov, N. S. Kalenov).

Carte geobotanique de la partie occidental du Departement Medea, Algerie // Там же. (Совместно с B. V. Vinogradov, H. S. Kalenov).

Studies in arid zones of Europe, Asia and Northern Africa // International Symposium of the ecological bases for environmental management. Rome. 1, 4. P. 9—11.

Types des paturages // Etudes geobotaniques des paturages du secteur ouest du departement de Medea de la republique Algerienne democratique et populaire. 1-e partie (textes). L.: Naouka. P. 38—44. (Совместно с N. Pelt et al.).

Vegetation (description des principales formations) // Там же. P. 22—35. (Совместно с B. V. Vinogradov, H. S. Kalenov).

1971. Исследования по планам МБП в аридной зоне Европы, Азии и Северной Африки // Пробл. освоения пустынь. № 5. С. 84—88.

Geographical aspects of biological productivity // Soviet geography (New York). Vol. XII, N 5. P. 293—317. (Совместно с N. I. Bazilevich, N. N. Rosov).

Geographical regularities in productivity and the circulation of chemical elements in the Earth's main vegetation types // Soviet geography (New York). Vol. XII, N 1. P. 24—53.

1973. Продуктивность и биогеохимия полынников Средиземноморья // Проблемы биогеоценологии. М.: Наука. С. 197—202. (Совместно с Н. И. Базилевич, Ю. М. Мирошниченко).

Продуктивность и биологический круговорот в солончаковых сообществах // Проблемы биогеоценологии, геоботаники и ботанической географии. Л.: Наука. С. 52—56. (Совместно с Н. И. Базилевич, А. Н. Гориной).

50-летие Отдела геоботаники Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (1922—1972) // Бот. журн. Т. 58, № 12. С. 1830—1845. (Совместно с Ф. Я. Левиной).

Coastal deserts of the Old World and their reclamation // Coastal Deserts: their natural and human Environments. Tucson. (Arizona). The University of Arizon Press. P. 157—158.

1974. Биологическая продуктивность растительности земной суши и океана и факторы, ее определяющие // Человек и среда обитания. Л.: Изд-во ВГО СССР. С. 160—175. (Совместно с Н. И. Базилевич, Н. Н. Розовым).

Primary productivity of the main ecosystems // Proceeding of the First International Congress of Ecology. The Hague. The Netherlands. P. 176—181. (Совместно с N. I. Bazilevich, N. N. Rosov).

1975. Productivity of the Word's main ecosystems // Productivity of World Ecosistems. National Academy of Sciences. Washington. P. 13—26. (Совместно с N. I. Bazilevich, N. N. Rosov).

1976. Методы и некоторые итоги изучения первичной продуктивности районов биосферных заповедников // Материалы советско-американского симпозиума по биосферным заповедникам. 5—17 марта 1976 г. (доклады советских участников). Ч. 2. М. С. 263—278.

Первичная продуктивность пустынных сообществ Северной Африки и Азии // Пробл. освоения пустынь. № 3—4. С. 55—65.

Geograficzne aspekty produktywnosci biologicznej // Biosfera i jei zasoby. Panstwowe Wydawnictwo Naukowe. Warszawa. P. 241—265. (Совместно с N. I. Bazilevich, N. N. Rosov).

1977. Взаимодействие между растениями // Продуктивность растительности аридной зоны Азии. Л.: Наука. С. 179—181.

Запасы и динамика органического вещества в тугайных галофитно-кустарниковых сообществах поймы среднего течения Аму-Дарьи // Бот. журн. Т. 62, № 11. С. 1572—1584. (Совместно с А. И. Гладышевым).

Засушливая саванна Раджпутана (пустыня Тар). Почвы, продуктивность, биогеохимия // Аридные почвы, их генезис, геохимия, использование. М.: Наука. С. 196—225. (Совместно с Н. И. Базилевич, Е. А. Яриловой).

Структура и распределение фитомассы в тугайных лесных сообществах поймы среднего течения Аму-Дарьи (Туркменская ССР) // Бот. журн. Т. 62, № 1. С. 3—14. (Совместно с А. И. Гладышевым).

1978. Биологический круговорот. Общие понятия // Методы изучения биологического круговорота в различных природных зонах. М.: Мысль. С. 5—15. (Совместно с Н. И. Базилевич, А. А. Тимаяновой).

Культивируемые растения // Каракумы, стационар Репетек. Улучшение и рациональное использование растительности аридной зоны Азии. Л.: Наука. С. 92—93.

Учет динамики растительной органической массы в пустынных сообществах // Методы изучения биологического круговорота в различных природных зонах. М.: Мысль. С. 98—111. (Совместно с Н. Т. Нечаевой, Н. И. Базилевич).

Учет динамики растительной органической массы в степях // Там же. С. 15—21. (Совместно с Н. И. Базилевич).

Экологические изменения и опустынивание // Пробл. освоения пустынь. № 3. С. 40—55.

Экологические основы охраны растительных ресурсов пустынь // Пробл. освоения пустынь. № 6. С. 10—14. (Совместно с Ю. М. Мирошниченко).

1979. Productivity of desert communities in Central Asia // Aridland ecosystems: structure, functionary and management. Vol. 1. Cambridge: University Press. P. 273—398 (в соавторстве).

1980. Productivity of desert communities in Central Asia // Aridland ecosystems: structure, functionary and management. Vol. 2. Cambridge: University Press. P. 160—198 (в соавторстве).

1981. Биологическая продуктивность растительности аридной зоны и перспективы ее использования // Актуальные вопросы освоения и преобразования пустынь СССР. Ашхабад: Ылым. С. 168—178.

Пирогенный фактор и растительность аридной зоны // Бот. журн. Т. 66, № 12. С. 1673—1684.

Primary productivity of world range areas and methods of its determination // Rangelang Ecology. Management and Productivity Teaching aids of the International Training Courses. Vol. 1. Moscow. P. 17—47.

1984. Биологическая продуктивность растительности пустынной зоны СССР // Ресурсы биосферы пустынь Средней Азии и Казахстана. М.: Наука. С. 29—47.

Влияние пожаров на фисташковое редколесье // Стационарные исследования фисташников Бадхыза. Динамика фитомассы, общие итоги. // Бот. журн. Т. 69, № 9. С. 1218—1220.

Стационарные исследования фисташников Бадхыза. Грибы, микроорганизмы, рептилии, фитоклимат, почвы и водный режим доминантов / Ред. Л. Е. Родин // Бот. журн. Т. 69, № 7. С. 915—921.

1987. Аномалии прироста *Pistacia vera* (*Anacardiaceae*) в Бадхызе за последнее десятилетие // Бот. журн. Т. 72, № 7. С. 933—938. (Совместно с Н. В. Ловелиусом).

1989. Предисловие // Фисташники Бадхыза / Ред. Р. В. Камелин, Л. Е. Родин. Л.: Наука. С. 3—6.

1990. Характеристика плантаций фисташки // Фисташка в Бадхызе. Л.: Наука. С. 197—208.

СПИСОК ОСНОВНЫХ НАУЧНО-ПОПУЛЯРНЫХ РАБОТ И УЧЕБНЫХ ПОСОБИЙ Л. Е. РОДИНА

1936. В поисках советских каучуконосов // Народный учитель. № 2.

1947. Афганские очерки // География в школе. № 5. С. 37—45.

1948. Карта растительности мира (учебная для средней школы). М 1 : 22 000 000. М.: ГУГК. (Совместно с Е. М. Лавренко, А. М. Семеновой-Тян-Шанской, С. Я. Соколовым).

1949. Месяц в Бразилии // Глобус. М.; Л.: Детгиз. С. 284—391.

Кабул // Там же. С. 412—418.

Пять недель в Южной Америке. М.: Географгиз. 254 с.

1950. Голод в Бразилии // География голода. М.; Л.: Госиноиздат. С. 1—20.

1955. Путешествие в тропики. М.: Детгиз. 218 с. (переведена на литовский язык в 1956 г.).

1958. Карта растительности Южной Америки. М 1 : 25 000 000 // Южная Америка. М.: Учпедгиз.

1959. Кофе в Бразилии. Рио // Хрестоматия по физической географии. Африка, Америка, Австралия, Океания, Антарктида. Пособие для учителей. Изд. 2-е. М.: Учпедгиз. С. 383—392.

1962. В стране глубоких колодцев. М.: Молодая гвардия. 271 с.

1965. У Святослава Рериха в Бангалоре // Хочу все знать. Л.: Дет. лит. С. 199—208.

1967. Богатства растительного мира планеты (карты продуктивности растительного покрова) // Наука и жизнь. № 12. С. 32—33. (Совместно с Н. И. Базилевич).

Кампос // Хрестоматия по физической географии. Изд. 3-е. М.: Просвещение. С. 336—341.

Тропический лес // Природа. № 8. С. 73—81.

1968. Вдали от пирамид // Глобус. Л.: Дет. лит. С. 283—294.

По южным странам. М.: Мысль. 286с.

Путешествие в Пальмиру. Л.: Дет. лит. 126 с.

1971. Кампос. Лес из араукарии в Бразилии. Рио // Хрестоматия по физической географии. М.: Просвещение. С. 354—368.

1973. Биологические ресурсы Земли // Земля и люди. М.: Мысль. С. 97—104. (Совместно с Н. И. Базилевич, Н. Н. Розовым).

1974. Афганские очерки // Хрестоматия по физической географии. Зарубежная Азия. М.: Просвещение. С. 83—85.

Сирийская пустыня // Там же. С. 38—41.

1988. Встречи с Н. И. Вавиловым // Степные просторы. № 12.

На разных широтах. М.: Мысль. 286 с.

N. I. Vavilov — Geographer and Explorer // Soviet Geography. Vol. 29, № 7. P. 653—665.

Р. В. Камелин, И. В. Борисова, Б. К. Ганнибал

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР
Ленинград

Получено 28 XII 1990

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941:002.01 581.5(45)
© 1991 г.

Studi sulla flora a vegetazione d'Italia (Volume in memoria del Prof Valerio Giacomini). Braun-Blanquetia. Recueil de travaux de geobotanique. Editeurs J. M. Gehu, E. Hübl, F. Pedrotti, S. Pignatti, S. Rivas Martinez. Departement de Botanique et Ecologia de L'Universite de Camerino Station Internationale de Phytosociologie de Bailleul. — Camerino, 1988. 255 s. (Изучение флоры и растительности Италии. Выпуск памяти проф. В. Джиакомини. Браун-Бланкетиа. Т. 2. Камерино, 1988)

B. M. MIRKIN, A. I. SOLOMESHCH. (*A REVIEW*). INVESTIGATION OF FLORA AND VEGETATION OF ITALY. 1988.

Международная ассоциация науки о растительности (International association of vegetation sciense, IAVS) предприняла инициативу организации новой серии сборников работ по фитоценологии памяти G. Braun-Blanquet, внесшего большой вклад в развитие этой науки. Организаторами издания являются Департамент экологии и ботаники университета в Камерино (Италия) и Международная фитосоциологическая станция в Байлеуле (Франция). В составе редколлегии — J. M. Gehu (Франция), F. Pedrotti (Италия), E. Hübl (Австрия), S. Pignatti (Италия), S. Rivas Martinez (Испания). Публикация сборников только начинается, еще не определена ни частота выпусков, ни степень их тематической однородности. Так, первый выпуск, вышедший в 1984 г., был монографическим и включил всего одну работу — W. Matuszkiewicz (1984) о карте потенциальной растительности Польши. Настоящий (второй) выпуск, напротив, отличается известной пестротой тематики. Он включил 16 статей итальянских исследователей из университетов Камерино, Катаньи, Рима, Триеста и других, работающих в области фитосоциологии, флористики, систематики, лихенологии, бриологии, биоморфологии. Такая широта спектра обсуждаемых проблем объясняется кругом научных интересов Valerio Giacomini, памяти которого посвящен этот выпуск. Об этом читатель узнает из открывающего книгу «Предисловия» (F. Bruno, S. Pignatti, A. Pirola).

В следующей сттье G. Mazzolani «Валерио Джиакомини (1914—1981)» две части. Первая характеризует научную деятельность ученого (бриология, лихенология, папоротники, флористика, систематика цветковых, охрана природы), во второй части описана его биография, публикуется портрет и полный список трудов (408 наименований).

S. Brullo («Заметки к синтаксономии флоры Апулии, Южная Италия») приводит описание двух новых видов — *Dianthus japygicus* и *Centaurea apula* и несколько новых комбинаций.

В статье C. Del Prete, M. Tomaselli «Исследование флоры и растительности озер ледниковых котловин Торбидо и Турчино в Монте Рондинауо (люческо-моденские Аппенины) IV. Флора» приводится список 257 видов, типичных для высокогорий с участием тенелюбивых папоротников (*Ophioglossaceae, Cryptogrammaceae, Thelypteridaceae, Aspleniaceae, Athyriaceae, Aspidiaceae*). Для сложных таксонов (*Salicaceae, Doronicum*) даны комментарии. Проанализированы биологический и географический спектры флоры.

R. Venanzoni («Флора и растительность торфяных болот Валбигеры (Брешия)») характеризует сообщества классов Scheuchzerio-Caricetea fuscae (асс. Caricetum limosae, Caricetum rostratae, Caricetum fuscae, Calliergo sarmentosi-

Eriophoretum angustifolii) и Oxycocco-Sphagnetea (acc. Eriophoro-Trichophoretum caespitosi) и сообщество Carex pauciflora. Составлены карты распространения и рисунки профилей изученных сообществ (М 1 : 4000).

Статья S. Gentile, M. A. Guido, C. Montanari, G. Paola, G. Braggio, Morucchio, M. Petrillo «Геоботаническое исследование и картографирование растительности небольшого бассейна озера Риане (Лигурия)» дает представление о современном состоянии растительности (сообщества классов Phragmitetea, Scheuchzerio-Caricetea fuscae, Nardo-Callunetea, Querco-Fagetea, Asplenietea) и ее истории, изученной с использованием методов спорово-пыльцевого анализа торфяной залежи. Приводятся рисунок профиля долины и картосхема М 1 : 1000 и 1 : 5000 соответственно.

В статье E. Biondi, M. Allegrezza, J. Gutian, F. Taffetani «Растительность депрессий в горах Симоне и Симончелло (тоско-маркийские Аппенины)» описана новая ассоциация сообществ засоленных почв Podospermo canae-Plantaginetum maritimae и степная ассоциация Ononido masquillieri-Brometum erecti (Mesobromion, Festuco-Brometea). Депрессии формируются в результате развития эрозионных процессов.

Статья K. Hruska «Каштанники Монти делла Лага (Центральная Италия)» посвящена описанию и анализу новой ассоциации Melampyro italici-Castaneetum sativae (Quercetalia-robori-petraeae).

F. Tammaro и L. Poldini в статье «Растительность литорали с дубом каменным в Турине ди Сангро (Чиети), центральная часть итальянской Адриатики» характеризуют дубняки с *Quercus ilex*, которые отнесены к синтаксону Orno-Quercetum ilicis Horvatic (1956) 1958.

P. Bianco, S. Beullo, E. Pignatti, S. Pignatti («Растительность известковых скал Апулий») описывают 5 ассоциаций класса Asplenietea trichomanis: Campanulo-Aurinietum leucadeae и Aurinio-Centauretum apulae порядка Onocmetalia frutescentis; Centauretum subtilis, Scabiosetum dallaportae и Aubrieto-Campanuletum garganicae порядка Centaureo-Campanuletalia. Подчеркивается четкая приуроченность сообществ разных ассоциаций к экотопам и их насыщенность эндемиками. Приводятся результаты ординации (методом главных компонент) и результаты кластеризации, подтверждающие объективность синтаксономии.

E. Poli Marchese, R. Lo Giudice в статье «Вклад в изучение растительности с *Quercus cerris* в Монти Неброди (Сиилия)» рассматривают сообщества, отнесенные к порядку Quercetalia pubescentis, несмотря на то что в их составе много видов из Fagetalia sylvaticae и внедрившихся в результате синантропизации видов из Molinio-Arrhenatheretea, Thero-Brachypodietea, Tuberarietea guttati.

В статье S. Brullo, C. de Santis, F. Furnari, N. Longhitano, G. A. Ronsisvalle «Растительность района Оази в устье реки Симето (Восточная Сицилия)» приводится продромус и характеристика территории, которая сформировалась под влиянием активности речного русла. Растительность представлена классами Cakiletea maritimae, Ammophiletea Tuberarietea guttatae, Thero-Salicornietea, Sarcocornietea fruticosae, Juncetea maritimi, Phragmitetea, Pegano-Salsoletea, Nerio-Tamaricetea. Приведено 20 таблиц характеристики ассоциаций и наглядные профили-трансекты через различные части эстуария.

В статье C. Blasi, C. Abbate, M. Amadori, F. Bruno, S. Camiz, F. Manes «Флористический и структурный анализ полян в дубняках» приведены результаты кластерного анализа и многомерной ординации в вариантах Q и R обработки результатов учета на трансектах, представляющих разные стадии сукцессии лесовосстановления.

A. Pirola, V. Gredaro в статье «Наблюдения за распространением и экологией миксомицетов в Италии» обобщают результаты детального изучения миксомицетов в сообществах классов Quercetea ilicis, Querco-Fagetea, Vaccinio-Piceetea и др. В общей сложности изучена связь с синтаксонами у 129 видов.

Статьи P. L. Nimis «Вклад в изучение лихенофлоры Италии. II: Лихенофлора в Тенута ди Кастелпорциано, Рим» и C. Cortini Pedrotti «Ассоциации бриофитов на каменных дубах в Умбриа» соответственно представляют лихенологию и бриологию. В списке лихенофлоры содержится 225 видов. Синтаксономия сообществ мхов включила 4 ассоциации и 1 сообщество из классов Hypnetea cupressiformis Jezek et Vondrácek 1962, Tortulo—Homalothecetea sericei Hartel 1974.

В статье L. Contoli «Роль среды и трофического разнообразия: сравнение индексов оценки растительности и зооценозов» показано, что исходные условия и влияние человека в первую очередь влияют на функциональную организацию биоценозов.

В заключение остается выразить удовлетворение как самим фактом появления «Браун-Бланкетии», так и высоким уровнем статей рецензируемого выпуска, хотя хотелось бы видеть в будущем выпуски с более компактным содержанием фитосоциологического плана. Это в большей мере соответствовало бы задачам увековечивания памяти Ж. Браун-Бланке.

Один из ближайших выпусков «Браун-Бланкетии» будет посвящен развитию синтаксономии в СССР.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Matuszkiewicz W. Die karte potentiellen natürlichen vegetation von Polen. Braun-Blanquetia, 1. Camerino: Bailleul, 1984. 99 s.

Б. М. Миркин, А. И. Соломещ

Башкирский государственный университет
Уфа
Институт биологии БНЦ УрО АН СССР
Уфа

Получено 25 VI 1990

УДК 019.941:002.01:581.9

© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 7

Определитель высших растений Башкирской АССР / Отв. ред. Е. В. Кучеров, А. А. Мулдашев. — М.: Наука, 1988. 316 с. Т. 7000. Ц. 1 р. 80 к.; 1989. 375 с. Т. 7200. Ц. 2 р. 30 к.

T. I. PLAKSINA. (*A REVIEW*). A MANNUAL OF THE HIGHER PLANTS OF THE BASHKIR AUTONOMOUS SOVIET SOCIALIST REPUBLIC. 1988; 1989

Недавно вышел из печати «Определитель высших растений Башкирской АССР» в двух томах (1988, 1989), подготовленный группой авторов из Института биологии Башкирского филиала АН СССР, Института экологии растений и животных Уральского отделения АН СССР, Башкирского государственного заповедника, Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова, Главного ботанического сада АН СССР.

Первый «Определитель растений Башкирской АССР» был опубликован в 1966 г. За 22 года в республике накопился большой флористический материал, была проведена ревизия редких и исчезающих растений (Горчаковский, Шурова, 1982; Красная ..., 1984; Редкие виды ..., 1985; Кучеров и др., 1987), произошли значительные изменения в систематике и номенклатуре высших растений (Флора ..., 1974, 1976, 1978, 1979, 1981, 1987, 1989; Черепанов, 1981, и др.). Возникла естественная необходимость в обновлении старого и создании нового справочного пособия по высшим растениям, в котором давно нуждались студенты-биологи, специалисты лесного, сельского хозяйства, работники медицины и охраны природы не только Башкирии, но и всей прилегающей к ней территории Волго-Уральского региона.

Новый определитель высших растений Башкирской АССР имеет ряд преимуществ. Заново переработаны ключи по многим семействам. Особенно это касается *Poaceae, Cyperaceae, Liliaceae, Orchidaceae, Chenopodiaceae,* *Caryophyllaceae, Brassicaceae, Rosaceae, Onagraceae, Gentianaceae, Rubiaceae, Asteraceae.*

Список растений пополнился новыми видами: *Stipa borysthenica* Klok. ex Prokud., *Hordeum jubatum* L., *Gagea granulosa* Turcz., *Allium praecissum* Reichenb., *Spiranthes amoena* (Bieb.) Spreng., *Betula tortuosa* Ledeb., *Urtica sondenii* (Simm.) Avror., *Cerastium jenisejense* Hult., *Crambe aspera* Bieb., *Lepidium densiflorum* Schrad., *Alchemilla obtusa* Buser, *A. sarmatica* Juz. и др. К сожалению, в «Определитель ...» (1988, 1989) не вошли некоторые виды, образцы которых хранятся в центральных гербариях (LE, MW, MHA): *Puccinellia hauptiana* V. Krecz. Остров на оз. Кандры-Куль, в воде, 21 VI 1926, Б. Федченко, Е. Бобров (LE). *Polygonum krascheninnikovii* (Ivanova) Czer. Башк. АССР, Стерлибашевский р-н, с. Айдарали, влажный луг, 27 VI 1965, М. Мазуренко, А. Хохряков (MHA). *Potentilla heptaphylla* L. Белебей, березняк, на склоне долины р. Белебейки, 3 VI 1916, И. Новопокровский (LE); с. Чекмагуш, юго-западный склон, песок с галькой, 6 VII 1916, И. Новопокровский (LE); Башк. АССР, Мелеузовский р-н, в 4 км на северо-восток от п. Красный восток, разнотравно-ковыльная степь на вершине бугра, 25 VI 1933, И. Борзова (MW). *Lathyrus pannonicus* (Jacq.) Garcke. Башк. АССР, Стерлибашевский р-н, с. Айдарали, влажный луг, 24 VI 1965, М. Мазуренко, А. Хохряков (MHA). *Sanicula europaea* L. Стерлибашевский р-н, с. Айдарали, лиственный лес, 24 VI 1965, М. Мазуренко (MHA). *Nonea picta* (Bieb.) Fisch. et Mey. Башк. АССР, Бижбулакский р-н, в 5 км на запад от Дёмского совхоза, пойма р. Дёмы, остепненный пойменный луг, 2 VII 1959, Жудова (MW). *Pedicularis physocalyx* Bunge. Башк. АССР, Давлекановский р-н, каменистый склон горы Ярыш-тау, 27 VI 1926, Б. Федченко (LE). *Pulicaria dysenterica* (L.) Bernh. Белебеевский у., близ Иткулова, луга в пойме р. Дёмы, 17 VI 1916, Яковлев (LE). *Scariola viminea* (L.) F. W. Schmidt. Талды-Булак, берег р. Ика, 17 VIII 1926, Б. Федченко (LE).

Можно выразить большое сожаление, что авторы «Определителя ...» (1988, 1989) не воспользовались нашими флористическими материалами, которые были получены еще в 1982—1985 гг. и о которых они знали. Этот материал включает 10 новых видов для территории Башкирской АССР, в том числе и такие виды, о которых авторы «Определителя ...» говорят предположительно: *Aegilops cylindrica* Host var. *pauciaristata* Eig. Бакалинский р-н, с. Нижнее Альментьево, Килеевское лесничество, кв. 1, дубрава с остепненной поляной на возвышенности, заносное, 31 VIII 1982; *Salix acutifolia* Willd. Белебеевский р-н, с. Метевбаш, дубрава на возвышенности, с отложениями пород уфимского яруса, с лесными ручьями, 10 IX 1982; *Polygonum novoascanicum* Klok. Федоровский р-н, в 3 км к югу от районного центра, обнажения кунгурского яруса, 11 IX 1983; *Alyssum calycinum* L. Башк. АССР, Предуралье, Аксеновское лесничество, лесостепные холмы, 8 VI 1983; *Batrachium kauffmannii* (Clerc) V. Krecz. Башк. АССР, Бакалинский р-н, с. Нагайбаково, старица в долине р. Ик, 1 IX 1982; *Alchemilla nemoralis* Alech. Башк. АССР, с. Верхне-Троицкое, широколиственные леса с участием дуба, поляны, 24 VII 1983; *Vicia angustifolia* L. Шаранский р-н, с. Нижние Ташлы, пески р. Сюнь, 25 VIII 1982; *Cyclachaena xanthifolia* (Nutt.) Fresen. Г. Октябрьский, 26 VIII 1985; ст. Приютово, 12 VII 1988; *Senecio czernjaevii* Minder. Стерлибашевский р-н, с. Тятер-Арасланово, широколиственные леса в окрестностях, 10 VI 1983; *Tragopogon podolicus* (DC.) Artemcz. Там же, 11 VI 1983.

Кроме того, для Башкирского Предуралья указано 4 новых вида и 12 новых местонахождений редких и исчезающих видов растений. Изучение гербарных материалов центральных и региональных хранилищ, многолетние полевые изыскания, лабораторные исследования, личные сообщения монографов и специалистов и, наконец, литературные сведения (Терехов, 1928; Проханов, 1941; Флора СССР, 1954 (21) : 577; Плаксина и др., 1982; Благовещенский и др., 1984; Куркин, Плаксина, 1985; Плаксина и др., 1986; Цвелев, 1988; Куркин и др., 1988а, б) убеждают в том, что в «Определитель высших растений Башкирской АССР» ошибочно были включены такие виды, как *Polygonum mite*

Schrank, *Viola montana* L., *Euphorbia subtilis* Prokh., *E. volgensis* Krysht., *Thymus cimicinus* Blum ex Ledeb.

Авторы включили в «Определитель ...» (1988, 1989) группу заносных видов растений (*Atriplex micrantha* C. A. Mey., *Eruca sativa* Mill., *Sisymbrium wolgense* Bieb. ex Fourn), которые пока не выявлены на территории республики, но могут быть обнаружены в ближайшем будущем. С этой позицией можно согласиться. Можно лишь добавить, что в регионе Заволжья не наблюдается такого массового нашествия адвентивных элементов, как это регистрируется, скажем, в Московской обл. (Чичев, 1984), на Дальнем Востоке (Нечаева, 1982) или в Удмуртии (Туганаев и др., 1984; Пузырев, 1986).

Прошло еще мало времени, чтобы судить о качестве определителя. Но уже сейчас можно выразить удовлетворение по поводу добротных и полных ключей для большинства родов и видов. Как показывает практика работы со студентами, одних только основных кратких признаков бывает недостаточно при определении растений, требуется полный диагноз вида, а для полиморфных — его рас. Данный определитель этому требованию в большинстве случаев отвечает. Исключением из этого правила может служить пример, когда невозможно определить один из папоротников: щитовник или многорядник (1988 : 45). Ступень вторая ошибок не содержит и в то же время не позволяет сделать точный выбор рода. Здесь, на наш взгляд, наиболее удачным был бы вариант описания листьев, как это сделано в «Определителе растений Мещеры» (1986 : 54).

Прекрасным дополнением к флоре Башкирии являются включенные в определитель «Ареалы» растений, показывающие распространение редких и сокращающихся видов растений на территории республики; рисунки самих растений, во многом обновленные и дополненные; расширенные данные по растительным ресурсам, выполненные на основе собственных многолетних исследований сотрудников Института биологии Башкирского филиала АН СССР во главе с Е. В. Кучеровым. В этом разделе хотелось бы сделать небольшие замечания.

Scutellaria supina L. (*S. oxyphylla* Juz.) в «Определителе ...» (1989 : 212) указана для всех районов Башкирии, кроме 5 и 21. К сожалению, это не совсем так. Данный вид в Предуралье редок и на север не идет. Он отмечен в степной южной и юго-западной лесостепной зонах (Флора юго-востока ..., 1936; Флора СССР, 1954; Маевский, 1964; Горчаковский, Шурова, 1982), но везде редок; чаще встречается в горном Урале. Как известно, С. В. Юзепчук выделил для Южного Урала эндемичную расу — *S. oxyphylla* Juz. (Флора СССР, 1954 : 182). Поэтому удивительно, что авторы «Красной книги Башкирской АССР» (1984) не включили этот вид в число охраняемых и редких, в то время как для Оренбургской обл. он указан в списках растений, нуждающихся в охране (Рябинина, 1985). Мы также имеем новые находки этого растения на территории Башкирии и в пограничных с ней районах Оренбургской обл.

В «Определителе ...» встречаются пропуски, неточности, описки. Можно привести несколько примеров. Для *Moneses uniflora* (L.) A. Gray в тексте значатся районы 9, 15, 16, 22, а на рисунках они отсутствуют (1989 : 173, рис. 62, *2*).

В ключе для определения видов *Filipendula* Mill. в ступени первой пропущена антитеза (1989 : 74).

На с. 220 (1989) возникает вопрос: либо автор говорит о тимьяне мугоджарском, либо о тимьяне губерлинском, первый записан на латинском, второй — на русском языках.

Несмотря на имеющиеся недостатки, вышедший из печати «Определитель высших растений Башкирской АССР» представляет важное таксономическое пособие, отражающее современное состояние флоры одного из интереснейших регионов Советского Союза — Южного Урала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Благовещенский В. В., Пчелкин Ю. А., Раков Н. С., Старикова В. В., Шустов В. С. Определитель растений Среднего Поволжья. Л.: Наука, 1984. 392 с. — *Горчаковский П. Л., Шурова Е. А.* Редкие и исчезающие растения Урала и Приуралья. М.: Наука, 1982.

208 с. — *Красная* книга Башкирской АССР: Редкие растения и животные. Проблемы их охраны. Уфа: Башк. кн. изд-во, 1984. 200 с. — *Куркин В. А., Браславский В. Б., Кривенчук П. Е., Плаксина Т. И.* Компоненты надземной части *Thymus bashkiriensis* // Химия природных соединений. 1988б. № 5. С. 758. — *Куркин В. А., Запесочная Г. Г., Кривенчук П. Е., Плаксина Т. И.* Флавоны и розмариновая кислота *Thymus zheguliensis* // Химия природных соединений. 1988а. № 4. С. 594—595. — *Куркин В. А., Плаксина Т. И.* Сравнительная характеристика видов рода тимьян по биохимическому составу // Интродукция, акклиматизация, охрана и использование растений. Куйбышев: Куйбыш. гос. ун-т, 1985. С. 86—90. — *Кучеров Е. В., Байков Г. К., Гуфранова И. Б.* Полезные растения Южного Урала. М.: Наука, 1976. 264 с. — *Кучеров Е. В., Кудряшов И. К., Максютов Ф. А.* Памятники природы Башкирии. Уфа: Башк. кн. изд-во, 1974. 368 с. — *Кучеров Е. В., Мулдашев А. А., Галеева А. Х.* Охрана редких видов растений на Южном Урале. М.: Наука, 1987. 205 с. — *Кучеров Е. В., Сираева С. М.* Медоносные растения Башкирии. М.: Наука, 1980. 128 с. — *Маевский П. Ф.* Флора средней полосы европейской части СССР. Л.: Колос, 1964. 880 с. — *Нечаева Т. И.* Адвентивная флора Приморского края. Владивосток: Приморское кн. изд-во, 1982. 240 с. — *Определитель* растений Башкирской АССР. М.; Л.: Наука, 1966. 496 с. — *Определитель растений Мещеры.* М.: Изд-во МГУ, 1986. Ч. 1. 240 с.; Ч. 2. 212 с. — *Плаксина Т. И., Куркин В. А., Кривенчук П. Е.* О филогении некоторых видов *Thymus* L. Средневолжского края // Филогения высших растений. М.: Наука, 1982. С. 104—105. — *Плаксина Т. И., Куркин В. А., Кривенчук П. Е.* О филогении рода *Thymus* L. Среднего Поволжья и Заволжья // Современные проблемы филогении растений. М.: Наука, 1986. С. 95—96. — *Проханов Я. И.* Молочай в Среднем Поволжье // Тр. Куйбышевского ботан. сада. Куйбышев: Облгиз, 1941. 79 с. — *Пузырев А. Н.* Адвентивная флора Удмуртской АССР за 85 лет // Ботанические исследования на Урале. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1986. С. 96. — *Редкие* виды растений Южного Урала, их охрана и использование: Сб. науч. тр. Уфа: БФАН СССР, 1985. 112 с. — *Рябинина З. Н.* Изучение и организация охраны редких и исчезающих видов растений Оренбургской области // Редкие виды растений Южного Урала, их охрана и использование. Уфа: БФАН СССР, 1985. С. 29—38. — *Туганаев В. В., Ефимова Т. П., Пузырев А. П.* Флористические исследования в Удмуртии // Состояние и перспективы исследования флоры средней полосы европейской части СССР. М.: МОИП, 1984. С. 54—56. — *Терехов А. Ф.* О некоторых растениях Самарской флоры // Изв. Главн. ботан. сада. 1928. С. 635—637. — *Флора* европейской части СССР. Л.: Наука, 1974. Т. 1. 404 с.; 1976. Т. 2. 236 с.; 1978. Т. 3. 259 с.; 1979. Т. 4. 355 с.; 1981. Т. 5. 380 с.; 1987. Т. 6. 254 с.; 1989. Т. 8. 412 с. — *Флора СССР.* М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. Т. 20. 555 с.; Т. 21. 703 с. — *Флора юго-востока* европейской части СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936. Вып. 6. 483 с. — *Цвелев Н. Н.* О некоторых видах растений из европейской части СССР и с Дальнего Востока // Нов. сист. высш. раст. 1988. Т. 25. С. 183—190. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Чичев А. В.* Адвентивная флора Московской области за 200 лет // Состояние и перспективы исследования флоры средней полосы европейской части СССР. М.: МОИП, 1984. С. 28—30.

Т. И. Плаксина

Куйбышевский государственный университет

Получено 8 VI 1990

ХРОНИКА

УДК 061.3 : 581.1 (47+57)
© 1991 г.

О ВТОРОМ СЪЕЗДЕ ВСЕСОЮЗНОГО ОБЩЕСТВА ФИЗИОЛОГОВ РАСТЕНИЙ

(Минск, сентябрь 1990 г.)

T. V. GERASIMENKO. ON THE SECOND CONGRESS OF THE ALL-UNION SOCIETY OF PLANT PHYSIOLOGISTS (MINSK, SEPTEMBER, 1990)

В 1988 г. произошло давно ожидаемое создание Всесоюзного общества физиологов растений (ВОФР), объединившее 3.5 тыс. специалистов из 40 республиканских и региональных отделений.

На I — учредительном — съезде были утверждены устав, Центральный совет и президиум общества, президентом был избран академик А. Т. Мокроносов. Одной из основных задач ВОФР является преодоление международной изоляции советских ученых, и первым шагом на этом пути было вступление его в Европейскую Федерацию обществ физиологов растений. Во многом благодаря усилиям профессора В. И. Кефели, возглавившего информационно-издательскую секцию общества, регулярно выходит информационный бюллетень ВОФР.

II съезд Всесоюзного общества физиологов растений проходил 24—28 IX 1990 г. в Минске и собрал более 700 делегатов из разных республик. Он стал серьезным научным форумом — смотром, где выяснились как достижения, так и кризисные зоны отечественной физиологии растений.

Съезд открыли президент ВОФР **А. Т. Мокроносов** и президент АН БССР В. П. Платонов. Во вступительном слове **А. Л. Курсанов** дал анализ современного состояния советской физиологии растений. Он подчеркнул ее ведущую интегрирующую роль при широком вовлечении в исследования жизнедеятельности растений методов и достижений других наук. Физиолог растений подобно археологу из «черепков» воссоздает целостную картину жизнедеятельности растений. Для этого в эпоху взаимопроникновения идей и методов ряда наук физиология растений должна научить говорить на одном языке «физико-математическое» и «эколого-физиологическое» крыло биологии.

И. Д. Волотовский (Минск) ознакомил участников съезда с некоторыми страницами истории и современным состоянием физиологии растений в Белоруссии. Вице-президент ВОФР **Р. Г. Бутенко** посвятила свой доклад некоторым аспектам физиологии растений в связи с биотехнологией. Завершил пленарное заседание вице-президент ВОФР **В. С. Шевелуха**. Он подчеркнул необходимость создания адаптивного земледелия, для чего следует использовать огромный научный потенциал физиологии растений, а также адаптивных механизмов дикорастущих видов растений применительно к задачам селекции.

В дальнейшем работа съезда проходила в рамках симпозиальных заседаний и круглых столов. Намечались и стендовые сессии, но они прошли в большинстве секций вяло, не привлекая должного внимания, и нередко оставались без обсуждения на заседаниях. Причиной этого является как недостаток предусмотренного программой времени, так и неудачное порой расположение стендов. Вследствие этого масса интереснейших докладов прошла вне его основного русла.

Всего на съезде работало 18 секций. Перечислим их, чтобы дать представление о диапазоне обсуждаемых на съезде проблем.

1. Экспрессия генома растений (организаторы: О. Н. Кулаева, В. П. Лобов, В. И. Негрук).
2. Внутриклеточная регуляция и интеграция функций (В. Е. Семененко, Н. А. Пронина, И. Д. Волотовский).
3. Мембраны растительных клеток (Ю. Г. Молотковский, Р. К. Саляев, В. С. Дзюбенко).
4. Фитогормоны и регуляторы роста (В. И. Кефели, Г. С. Муромцев, В. П. Деева).
5. Рост и развитие растений (В. П. Аксенова, К. М. Сытник, В. Б. Иванов).
6. Биология клетки «in vivo». Биоинженерия растений (Р. Г. Бутенко, Ю. Ю. Глоба, Н. В. Катаева).
7. Фотосинтез (И. В. Тарчевский, А. К. Романова, М. Т. Чайка).
8. Донорно-акцепторные системы растений (А. Т. Мокроносов, В. П. Холодова, Ю. В. Гамалей).
9. Дыхание растений (О. А. Семихатова, В. К. Войников, И. И. Куперман).
10. Вторичный метаболизм (М. Н. Запрометов, И. Н. Кузовкина, В. А. Пасешниченко).
11. Ионный транспорт и минеральное питание (Д. Б. Вахмистров, В. М. Юрин, А. М. Грабов).
12. Ассимиляция азота (С. Ф. Измайлов, В. Р. Шатилов, Н. Д. Алехина).
13. Водный режим растений (В. Н. Жолкевич, А. А. Залялов, И. Г. Шматько, О. О. Лялин).
14. Стресс и адаптация (Б. Б. Вартапетян, А. Ф. Титов, Вл. В. Кузнецов).
15. Экологическая физиология растений (В. И. Пьянков, Н. Н. Слемнев).
16. Прикладная и частная физиология растений (В. И. Шевелуха, Н. Н. Третьяков, В. А. Кумаков).
17. Физиология и биохимия взаимоотношений растений и фитопатогенов. Хранение сельскохозяйственной продукции (О. Л. Озерецковская, В. Н. Гужева, З. Я. Серова).
18. Преподавание физиологии растений (В. В. Полевой, В. Е. Петров).

Не имея возможности осветить работу всех секций, дадим краткую информацию лишь о некоторых.

Секция «Фотосинтез» провела несколько симпозиумов, на которых доклады были посвящены современному состоянию проблем фотосинтетического метаболизма, организации фотосинтетического аппарата, а также регуляции первичных и химических реакций фотосинтеза. Большое внимание уделялось связи фотосинтеза и продукционного процесса, а также генетическому аспекту фотосинтеза. Не случайно интереснейшие из докладов были посвящены изучению фотосинтетического аппарата, в частности метаболизму пластидных пигментов. Одно из заседаний секции почтило память Александра Аркадьевича Шлыка, члена-корреспондента АН СССР, организатора и первого директора института фотобиологии АН БССР (Минск). Благодаря его работам появились современные представления о ферментативном характере некоторых этапов биосинтеза хлорофиллов, их метаболизме и гетерогенности пигментного фонда. Ученики А. А. Шлыка и сотрудники института (**Н. Г. Аверина, М. Т. Чайка, Л. И. Фрадкин, А. Б. Рудой, Г. Е. Савченко**) выступили с воспоминаниями и научными сообщениями.

Новая точка зрения была высказана об организации пигментов в хлоропласте (Т. Е. Кренделева, Москва; С. М. Кочубей, Киев), в частности о светособирающем комплексе. Его сейчас рассматривают не только как собирающий свет, но и как регуляторный комплекс, белки которого могут фосфорилироваться и мигрировать к I фотосистеме в межгранные тилакоиды, и тем самым служить регуляции дальнейшей направленности темнового фотосинтетического метаболизма. В. А. Синещеков (Москва) впервые предложил и эффективно использовал метод переменной флуоресценции для изучения превращений фотохрома. Несколько докладов были посвящены действию спектрального состава света на растения (Ю. Е. Гиллер, Душанбе; Р. А. Карначук, Томск).

К сожалению, на секции не было обобщающего или проблемного доклада, а доложенная масса работ затрагивала лишь отдельные звенья фотосинтетического процесса и его аппарата.

В секцию «Дыхание растений» поступило более 100 тезисов, на основании которых была сформирована программа 2 симпозиумов по исследованиям дыхания: на субклеточном уровне (6 докладов), на организменном и ценотическом (4 доклада). Кроме того, дыхательная тематика на съезде затрагивалась еще и в связи с устойчивостью к экологическим стрессам (5 докладов), продуктивностью и ее моделированием (4 доклада), связью фотосинтеза и дыхания (круглый стол). Экологические аспекты исследования дыхания были отражены в докладах по

CO_2-газообмену (**С. К. Назаров**, Сыктывкар; **Т. В. Герасименко**, Ленинград), заслушанных на симпозиуме секции «Экологическая физиология».

Таким образом, целостность представлений о развитии исследований дыхания в ВОФР сильно пострадала от разбивки программы на большое число параллельных секций. Вместе с тем именно дыханию были посвящены 2 доклада, обратившие на себя внимание участников съезда. Это блестящая лекция **Р. А. Звягильской** (Москва) об особенностях дыхательной цепи высших растений и доклад **Т. К. Головко** (Сыктывкар) о дыхании в системе донорно-акцепторных отношений растений. На заседании, посвященном изучению дыхания на субклеточном уровне и руководимом **В. К. Войниковым**, были рассмотрены вопросы регуляции процессов поглощения кислорода и фосфорилирования субстратов в митохондриях продуктами окисления. Обсуждалось также участие в митохондриальном дыхании различных систем транспорта электронов (цитохромоксидазной и цианидрезистентной). На втором симпозиуме, к сожалению, состоялся только один из четырех намеченных докладов (Т. К. Головко). В нем и в развернувшейся затем дискуссии были рассмотрены современные представления о различных составляющих дыхания, о возможности переноса этих подходов на ценотический уровень (посев), намечены пути дальнейшего развития изучения целого растения. Было отмечено, что исследованиям дыхания — этого центрального процесса обмена веществ, от которого зависят рост, продуктивность и стойкость растений, — в нашей стране уделяется недостаточно внимания.

В рамках секции «Стресс и адаптация растений» наряду с узко специальными докладами физиологов было немало сообщений, касающихся глобальных экологических проблем. Следует отметить выступление **Г. А. Заварзина** (Москва) «Парниковый эффект и биота», подчеркнувшего огромную роль в парниковом эффекте процессов микробной деструкции, дающих околоземной атмосфере до 70% (!) углекислоты, 80% CH_4 и всю N_2O. Не менее впечатляющим было сообщение **Н. Ф. Еланского** (Москва), описавшего катастрофические последствия для человечества уменьшения толщины озонового слоя, в результате чего усилится доля жесткого ультрафиолета со всеми вытекающими для человеческого организма последствиями. Доклад **Г. В. Менжулина** (Ленинград) «О влиянии изменений климата на сельскохозяйственные растения», судя по вопросам, имел немало уязвимых мест как по выбранным принципам прогнозирования, так и по интерпретации данных физиологов растений. Так, ряд посылок, взятых для прогноза, были явно не стыкованы с результатами по влиянию повышенной концентрации CO_2 на фотосинтез сельскохозяйственных растений, доложенными накануне **Б. И. Гуляевым** (Киев).

Огромный резонанс имел доклад **М. Д. Гродзинского** (Киев) «Радиационный синдром растений Чернобыля», заслушанный по просьбе участников съезда повторно на пленарном заседании. Трагедия Чернобыля, охватившая Украину и Белоруссию, еще ждет своей честной оценки. К сожалению, многие фактические материалы о последствиях чернобыльской катастрофы замалчивались, и сейчас масштабы последствий трагедии продолжают занижаться. Не все осознают, что по количеству радиоактивных выбросов Чернобыль «равен» 300 Хиросимам. Вот почему яркая гражданская позиция докладчика при изложении научных фактов имела огромное значение. Перед физиологами стояла конкретная и неотложная задача: выявить виды, мало накапливающие радиоактивные вещества, и, наоборот, найти такие, которые, вынося радионуклиды, очищают загрязненную почву. Важен вывод докладчика о том, что нет минимально допустимой дозы облучения, которую бы растительная клетка перенесла без последствий. Удручающее впечатление произвели многочисленные слайды с растительными химерами, возникшими в зоне Чернобыля, причиной образования которых явились разбалансирование процессов роста (в частности, подавление апикального доминирования), нарушения геотропизма, бешеный мутагенез, а также ошибочные репарации и разнообразные повреждения генома. «Это хуже, чем смерть всего живого», — вот заключительная фраза Гродзинского.

Секция «Экологическая физиология» вобрала в себя целый спектр докладов, касающихся влияния факторов среды на основные физиологические процессы. Х. Молдау (Тарту) в своем докладе показал, что устойчивость фотосинтеза к озону определяется в основном проводимостью устьиц, а также активностью детоксицирующих систем, нейтрализующих продукты разложения O_3 на пути их распространения к фотосинтезирующим центрам.

По прогнозу некоторых климатологов, концентрация CO_2 в атмосфере Земли возрастет к середине следующего столетия вдвое. В обстоятельном докладе Б. И. Гуляева (Киев) освещено влияние повышенной концентрации CO_2 на ряд сельскохозяйственных растений. Подчеркнуто разнообразие генотипических реакций, в том числе и у С-3 видов, на выращивание их в условиях высокой концентрации CO_2. Важная роль при этом отводится типу вегетативного роста, а ингибирование процессов фотосинтеза увязывается с «истощением» листьев цитокининами.

Ряд докладов затронули вопросы экологии водного режима (С. Г. Нестерова, Алма-Ата; К. П. Рахманина, Душанбе) и фотосинтеза (С. К. Назаров, Сыктывкар; Т. В. Герасименко, Ленинград; Т. Д. Гедемов, Ашхабад) у дикорастущих видов растений различных зон. В. И. Пьянков (Свердловск) связывает расселение видов в ряде районов Средней Азии со свойствами их ассимиляционного аппарата. Доклады С. Н. Дроздова, В. Н. Курца и Л. К. Кайбеяйнена (Петрозаводск) дали толчок дискуссии о месте экологической физиологии, ее актуальных задачах. Присутствующие единодушно сошлись на том, что в СССР в отличие от других стран физиологи растений крайне мало занимаются дикорастущими видами, представляющими собой обширный генофонд. Эта мысль прозвучала и в заключительном докладе А. Т. Мокроносова. В резолюции секции «Экологическая физиология» высказано пожелание журналу «Физиология растений» открыть раздел по данной тематике.

Во время съезда были организованы круглые столы, где обсуждение ряда проблем шло в форме свободной дискуссии. Круглый стол «Взаимосвязь фотосинтеза и дыхания» (организатор Н. С. Мамушина) был посвящен памяти вице-президента ВБО О. В. Заленского. Этот вопрос, постоянно бывший предметом его научного интереса, сейчас обрел особую остроту в связи с исследованиями фотосинтеза и дыхания как основных составляющих продукционного процесса растения на новом методологическом уровне (построение моделей, изучение этого процесса у растений в естественной экологической обстановке).

Еще одно заседание круглого стола — «Фотосинтез и спектральный состав света» — было посвящено памяти Натальи Павловны Воскресенской. Первый тезис, провозглашенный Натальей Павловной и сделавший ее имя известным, состоял в том, что в разных участках, а именно на красном и синем свету, смещается путь углерода в фотосинтезе. Этой проблеме — изучению влияния качественного состава света на фотосинтетический метаболизм, энергетику, а позднее исследованиям регуляторного действия цветного света — Наталья Павловна оставалась верна всю жизнь.

Большую аудиторию собрал круглый стол, названный «Физиология растений и коммерция» (организатор И. А. Тарчевский). Нищета ряда академических институтов, отсутствие валюты для покупки современного оборудования, реактивов, низкие оклады сотрудников — серьезный тормоз на пути развития отечественной физиологии растений и одна из причин «утечки мозгов» за рубеж. Наряду с этим все выступавшие отмечали резкий спад интереса у молодежи к этой области знания. Серьезно стоит вопрос о защите интеллектуальных ценностей, их достойной оплате и внедрении. Основными путями выхода из тяжелого финансового положения является создание малых предприятий, издание книг именитых ученых большим тиражом за валюту, организация конференций и экскурсий по стране с оплатой иностранными участниками взноса в валюте. Большое будущее у совместных научных проектов, в которые входили бы ученые разных стран мира. И. М. Магомедов (Ленинград) поделился опытом организации доходной фирмы «Амарант».

На закрытии II съезда ВОФР были заслушаны доклады И. А. Тарчевского «Физиология растений и адаптация», а также блестяще подготовленная и представленная **В. И. Кефели** (Москва) ретроспектива физиологии растений в нашей стране. В частности, докладчик с благодарностью упомянул Всесоюзное ботаническое общество, которое усилиями его президентов и одного из вице-президентов — О. В. Заленского, а также представителя секции экологической физиологии ВБО О. А. Семихатовой в самые трудные годы и позже предоставляло свою трибуну коллегам-физиологам задолго до создания ВОФР.

В заключительном докладе президент ВОФР **А. Т. Мокроносов** обсудил перспективы развития физиологии растений в СССР, отметив направления, соответствующие международному уровню, и сдерживающие моменты, связанные с нынешней системой финансирования научных исследований. Он также сделал обзор работы секционных заседаний и подвел итоги работы съезда. После этого были вручены награды четырем молодым ученым ВОФР и прослушаны их выступления. Следующий съезд состоится в 1993 г. в г. Киеве.

Т. В. Герасименко

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР
Ленинград

Получено 7 XII 1990

CONTENTS

Page

Averyanov L. V. Main trends of the morphological evolution of the *Orchidaceae* family 921
Barkman J. J. Fidelity and character-species: a critical evaluation 936
Samylina V. A., Shczepetov S. V. The representatives of *Ginkgoopsida* and *Czekanowskiopsida* from the Upper Cretaceous deposits of the Eliseyevskoe outcrop on the Grebyonka river (the right-bank of the Anadyr river) 950
Sveshnikova L. I. The chromosome polymorphism in natural populations of *Galanthus nivalis* (*Amaryllidaceae*) 957
Guendels T. V. Morphotype of the leaf of *Lyonothamnus aspleniifolius* (*Rosaceae*) and prototype of the blade of simple solid leaf of the dicotyledonous plants 972

COMMUNICATIONS 979

Ukraintseva V. V. The palynological study of the genus *Cistus* (*Cistaceae*) 979
Kasumova T. A. On the forgotten species of the genus *Crataegus* (*Rosaceae*) 985
Roskov Yu. R. *Chrysaspis dubia* (*Fabaceae*) in the Caucasus 987
Dorofeev V. I. The new for the Caucasus species from the *Brassicaceae* family 988

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA 990

Kostikov I. Yu. *Chloromonas antrorum* (*Volvocales, Chlorophyta*), a new species from caves of the Mountain Crimea 990
Nguyen To Quyen. A new genus, the new species and new nomenclature combinations of the bamboo species (*Poaceae, Bambusoideae*) from Vietnam 992
Serov V. P. A new species of the genus *Atragene* (*Ranunculaceae*) from the Inner Mongolia (China) 995
Levichev I. G. The new species of the genus *Gagea* (*Liliaceae*) from the Western Tian-Shan 999

FLORISTIC FINDINGS 1005

Pospelova E. B. Floristic findings in the Central and Eastern parts of the Taimyr peninsula 1005
Ivanova M. M. New findings in the flora of the Southern Transbaikalian region and of the Baikal region 1007

PROTECTION OF THE PLANT WORLD 1017

Kurbanov D. New data on some endangered and rare plants of the North-Western Kopetdagh 1017
Kudinov A. I. On the condition of some rare species of wood plants in the Ussuriysky Nature Reserve and in the neighbouring territories 1019

OBITUARIES 1024

Kamelin R. V., Borisova I. V., Gannibal B. K. Leonid Efimovich Rodin (1907—1990) . . . 1024

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 1033

Mirkin B. M., Solomeshch A. I. (*A review*). Investigation of flora and vegetation of Italy. 1988 1033
Plaksina T. I. (*A review*). A mannual of the higher plants of the Bashkir Autonomous Soviet Socialist Republic. 1988; 1989 1035

CRONICLE 1039

Gerasimenko T. V. On the second Congress of the All-Union Society of Plant Physiologists (Minsk, September, 1990) 1039

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Аверьянов Л. В. Основные пути морфологической эволюции в семействе *Orchidaceae* . . 921
Баркман Я. Верность и характерные виды: критическая оценка 936
Самылина В. А., Щепетов С. В. Гинкговые и чекановскиевые из верхнемеловых отложений Елисеевского обнажения на р. Гребенке (правобережье р. Анадырь) 950
Свешникова Л. И. Хромосомный полиморфизм в природных популяциях *Galanthus nivalis* (*Amaryllidaceae*) 957
Гендельс Т. В. Морфотип листа *Lyonothamnus aspleniifolius* (*Rosaceae*) и прототип пластинки простого цельного листа двудольных 972

СООБЩЕНИЯ 979

Украинцева В. В. Палинологическое изучение рода *Cistus* (*Cistaceae*) 979
Касумова Т. А. О забытом виде рода *Crataegus* (*Rosaceae*) 985
Росков Ю. Р. *Chrysaspis dubia* (*Fabaceae*) на Кавказе 987
Дорофеев В. И. Новые для Кавказа виды из семейства *Brassicaceae* 988

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ 990

Костиков И. Ю. *Chloromonas antrorum* (*Volvocales, Chlorophyta*) — новый вид из пещер Горного Крыма 990
Нгуен То Куен. Новый род, новые виды и новые номенклатурные комбинации видов бамбуков (*Poaceae, Bambusoideae*) Вьетнама 992
Серов В. П. Новый вид рода *Atragene* (*Ranunculaceae*) из Внутренней Монголии (КНР) 995
Левичев И. Г. Новые виды рода *Gagea* (*Liliaceae*) из Западного Тянь-Шаня 999

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ 1005

Поспелова Е. Б. Флористические находки в центральной и восточной частях полуострова Таймыр 1005
Иванова М. М. Находки во флоре Прибайкалья и Южного Забайкалья 1007

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА 1017

Курбанов Д. Новые данные о некоторых исчезающих и редких растениях северо-западного Копетдага 1017
Кудинов А. И. О состоянии некоторых редких видов древесных растений в Уссурийском заповеднике и на сопредельной территории 1019

ПОТЕРИ НАУКИ 1024

Камелин Р. В., Борисова И. В., Ганнибал Б. К. Леонид Ефимович Родин (1907—1990) 1024

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 1033

Миркин Б. М., Соломещ А. И. (*Рецензия*). Изучение флоры и растительности Италии. 1988 1033
Плаксина Т. И. (*Рецензия*). Определитель высших растений Башкирской АССР. 1988; 1989 1035

ХРОНИКА 1039

Герасименко Т. В. О втором съезде Всесоюзного общества физиологов растений (Минск, сентябрь 1990 г.) 1039

Ленинградское отделение издательства «Наука» выпускает в свет книгу **С. К. Черепанова «Сосудистые растения СССР», изд. 2-е, исправленное и дополненное.** Объем около 80 а. л. Предполагаемый срок выпуска IV квартал 1992 г.

Книга содержит список высших растений (от подвидов и видов до семейств включительно), дико произрастающих на территории СССР, а также наиболее широко распространенных в культуре (последние в тексте отмечены звездочкой). В этом издании критически учтены все изменения в таксономии и номенклатуре отечественных растений, осуществленные в 1934—1990 и частично 1991 гг. Для каждого вида указано географическое распространение в шести крупных районах: европейской части СССР, на Кавказе, в Западной Сибири, Восточной Сибири, на Дальнем Востоке, в Средней Азии. В сводке приведено свыше 22 000 видов.

ВНИМАНИЮ

РУКОВОДИТЕЛЕЙ ПРЕДПРИЯТИЙ, ОРГАНИЗАЦИЙ И КООПЕРАТИВОВ

Ботанический журнал публикует платные рекламные объявления и информации по заказам государственных и общественных предприятий, организаций, кооперативов, частных лиц.

В случае необходимости редакция может заключить с Вами договор на периодическую публикацию Вашей рекламы или информации.

Для оформления заказа Вам необходимо направить гарантийное письмо за подписью руководителя и главного бухгалтера, где указать свои почтовые и банковские реквизиты, и текст самой информации по адресу: 199034, Ленинград, Менделеевская линия, д. 1. Редакция Ботанического журнала.

Справки по телефону: 350-72-49.

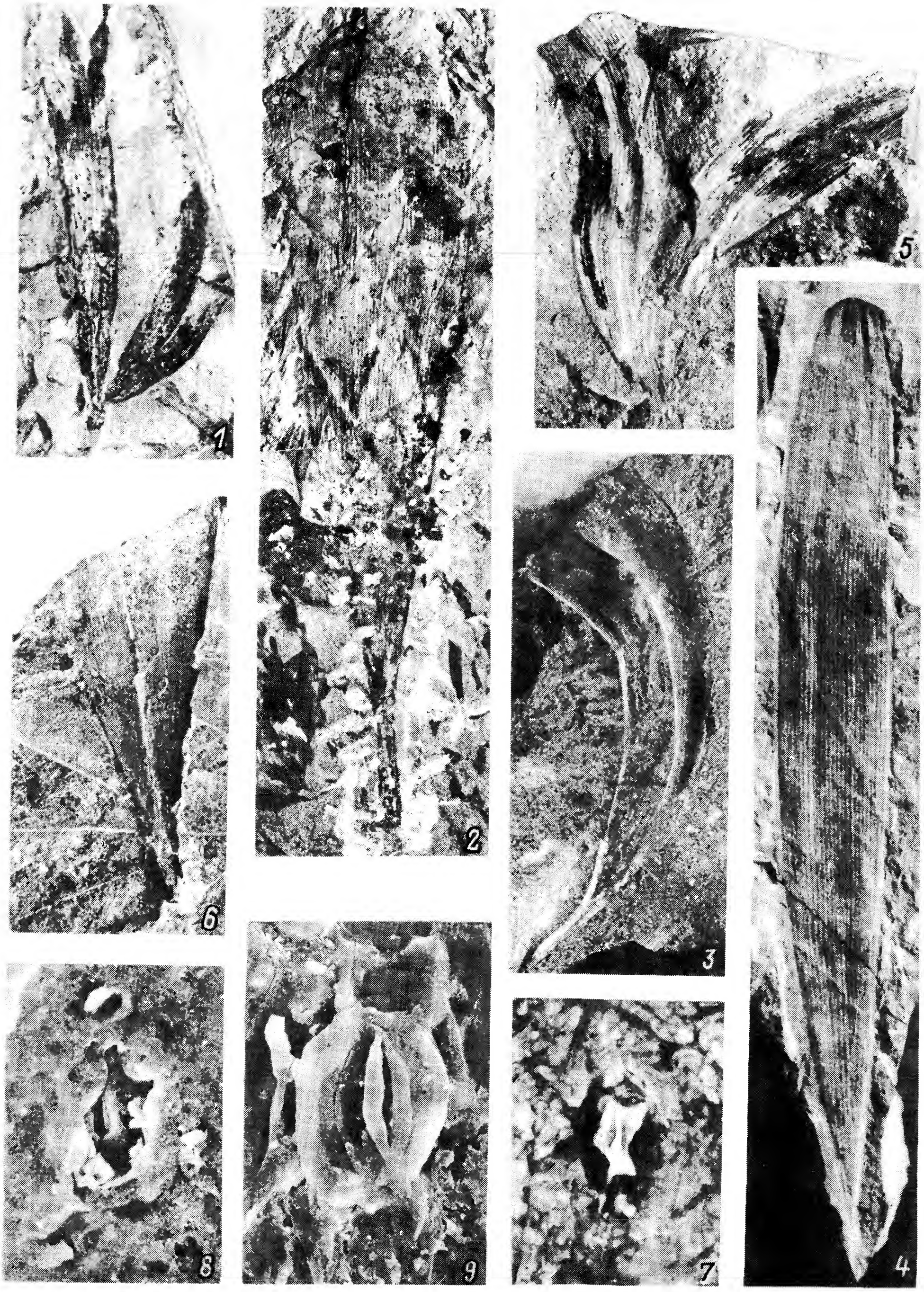


Таблица I.

1 — *Phoenicopsis* ex gr. *angustifolia*: пучок листьев, сидящих на брахибласте, ×2, обр. 1/640а-1; *2—9* — *Sphenobaiera vera*: *2—4* — цельные листья, нат. вел., обр. 1/616-1 (голотип), 1/494-2, 1/540а-1, *5, 6* — неполные двулопастные листья, нат. вел., обр. 1/648, 1/460; *7—9* — устьичные комплексы (с голотипа), *7* — ×400, *8* — СЭМ, вид сверху, ×500, *9* — СЭМ, вид изнутри, ×600.

К с. 953

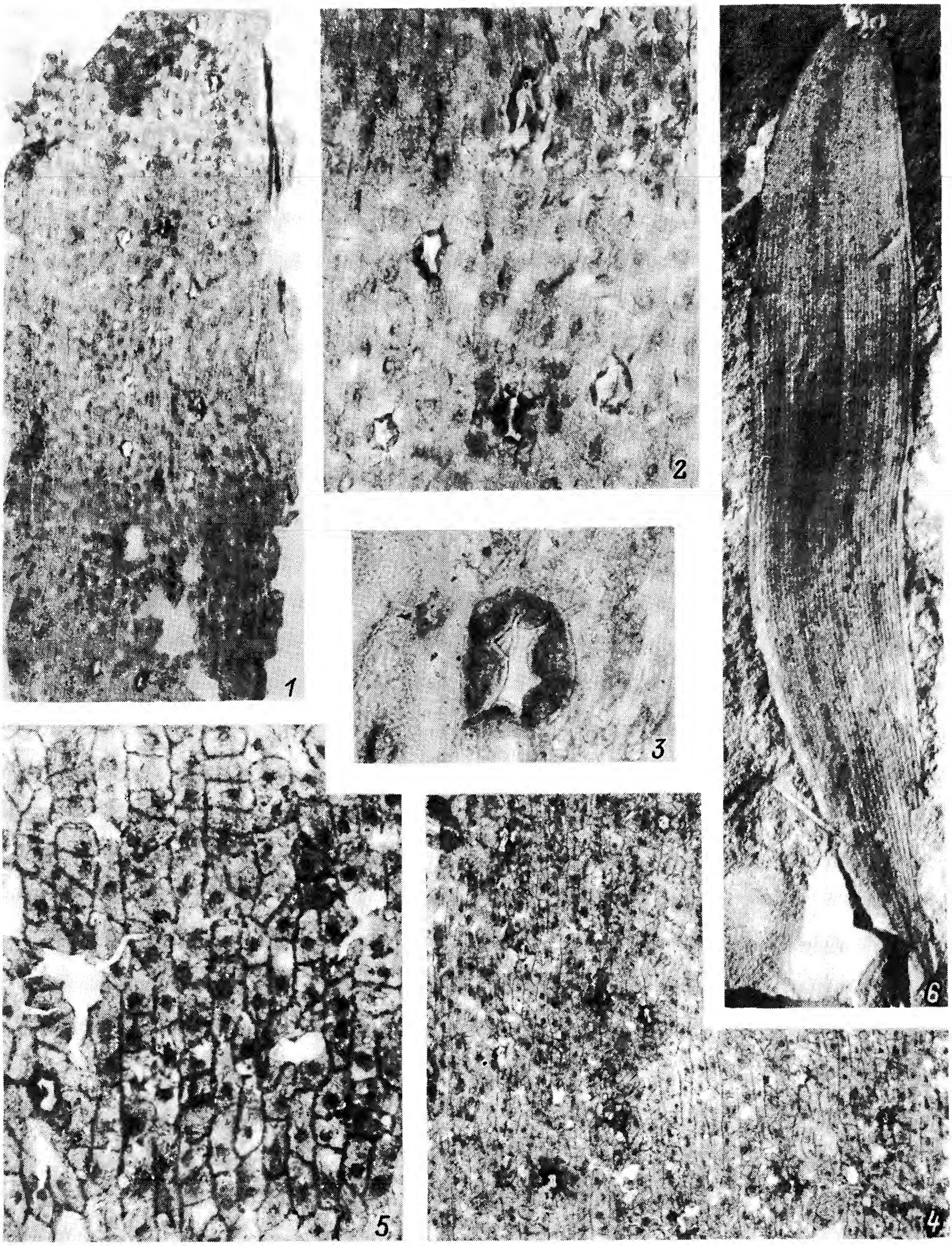


Таблица II. *Sphenobaiera vera*.

1 — участок устьичной полосы нижней эпидермы, ×60; *2* — то же, ×160; *3* — устьичный комплекс, ×400; *4* — участок верхней эпидермы, ×60; *5* — то же, ×160; *1–5* — с голотипа (табл. I, *2*); *6* — цельный лист, нат. вел., обр. 1/514-2.

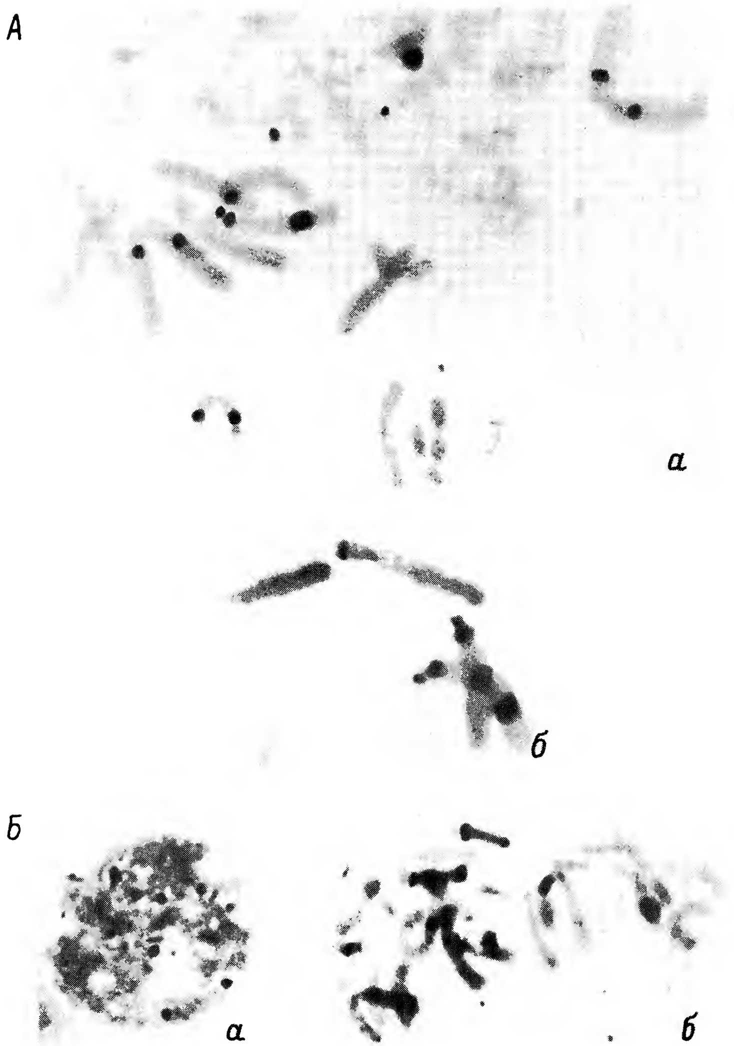


Таблица. Метафазные пластинки из корневой меристемы (окраска по Гимза).

А — *G. nivalis*: *а*) фрагмент пластинки, *б*) спутничные хромосомы, гетероморфные по размеру гетерохроматинового сегмента. *Б* — *G. nivalis* subsp. *angustifolius*: *а*) интерфазное ядро с хромоцентрами, *б*) метафазная пластинка с гетерохроматиновыми сегментами.

К ст. Т. В. Гендельс, с. 973

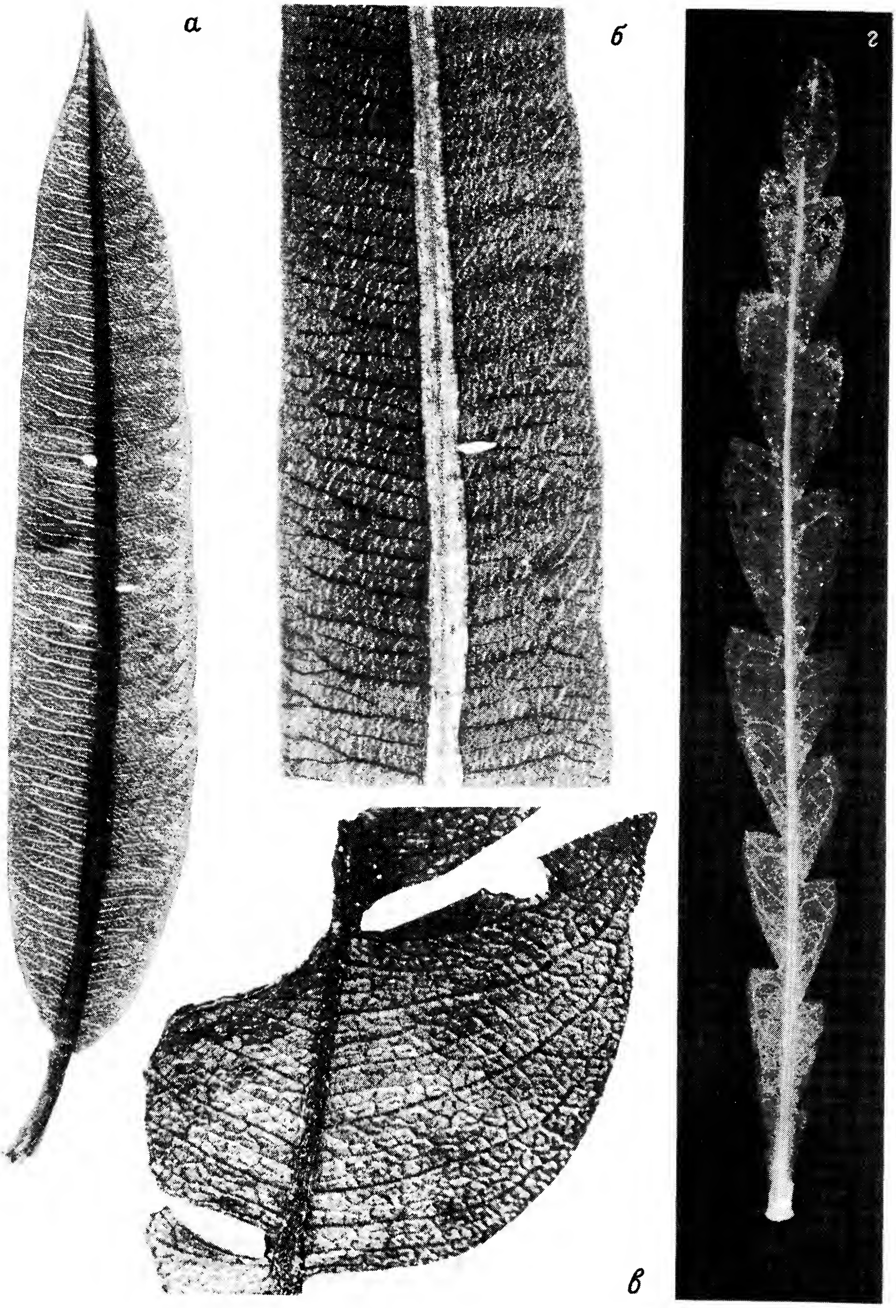


Таблица I.

а — *Lyonothamnus floribundus*, общий вид листа; *б* — то же, деталь жилкования; *в* — сегментик листа *L. aspleniifolius* (деталь рисунка, 1, *ск*); *г* — *Schlechterina mitostemmatoides*, общий вид листа.

К с. 975

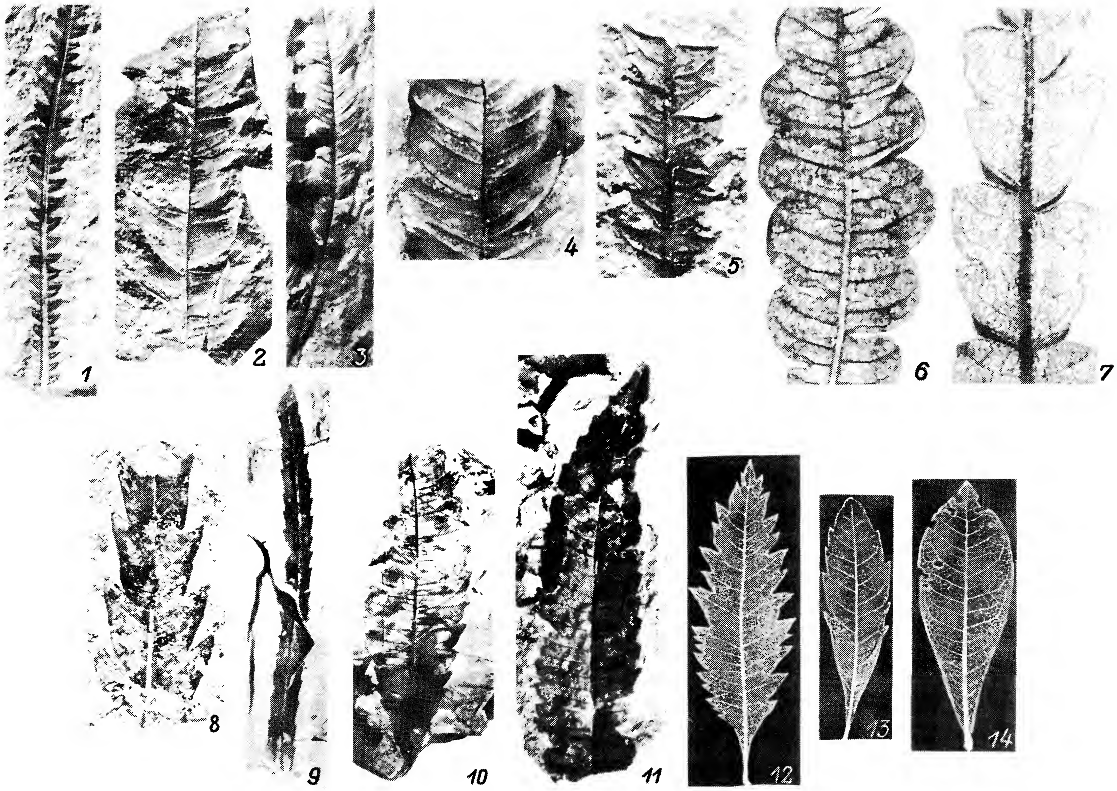


Таблица II. Листья ископаемых и современных представителей родов *Comptonia* (*1—7*) и *Myrica* (*8—14*).

1, 5 — C. jakovlevii, 2—4 — C. acutiloba, 8, 9 — M. longifolia, 10, 11 — M. beringiana, 12 — M. serrata, 13 — M. aethiopica, 14 — M. sapida.

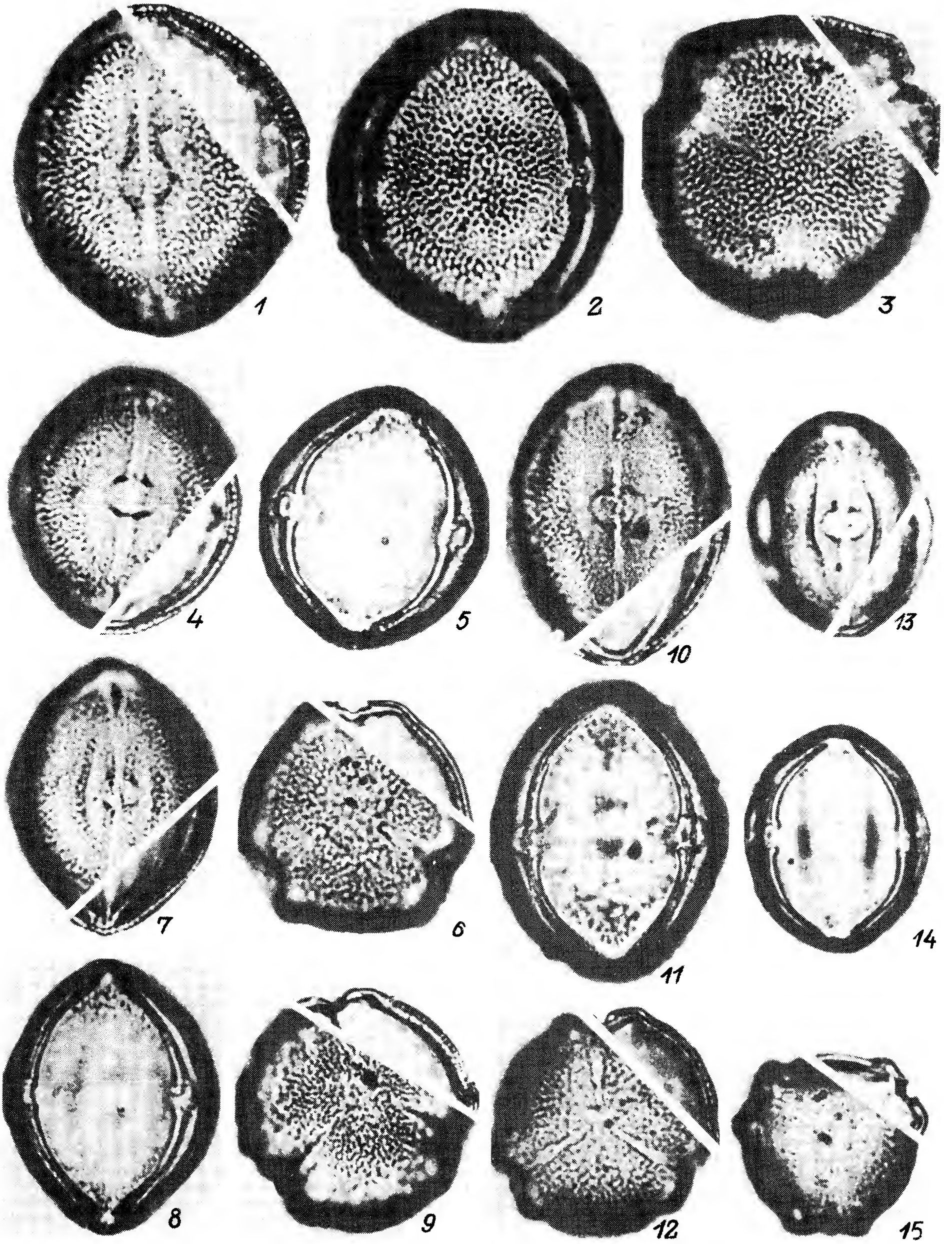


Таблица I.

1—3 — Cistus symphytifolius; *4—6 — C. albidus*; *7—9 — C. heterophyllus*; *10—12 — C. tauricus*; *13—15 — C. crispus*. *1—15* — СМ, ×1000.

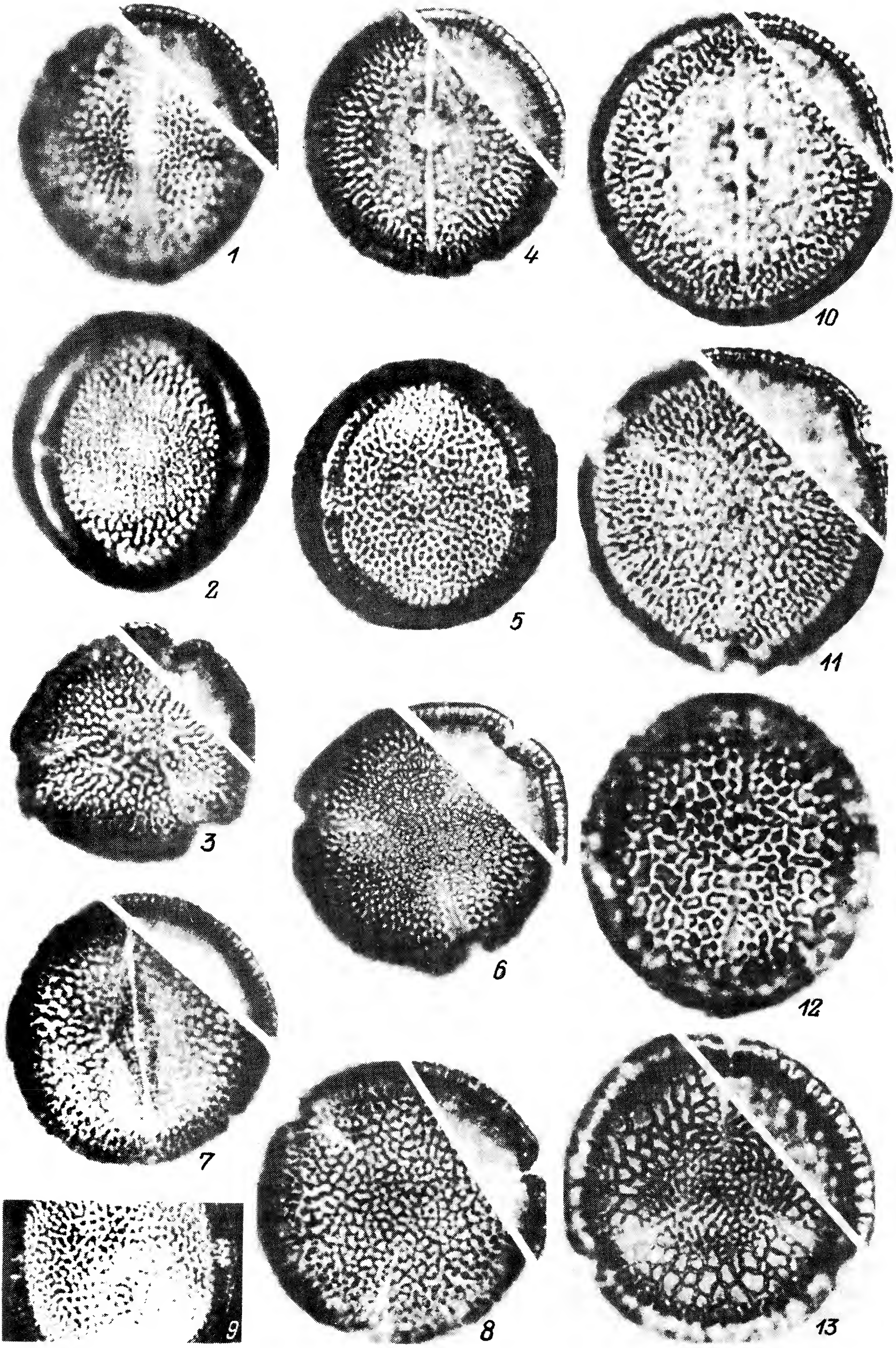


Таблица II.

1—3 — Cistus parviflorus; *4—6 — C. monspeliensis*; *7—9 — C. salviifolius*; *10, 11 — C. hirsutus*; *12, 13 — C. ladaniferus*. *1—13* — СМ, ×1000.

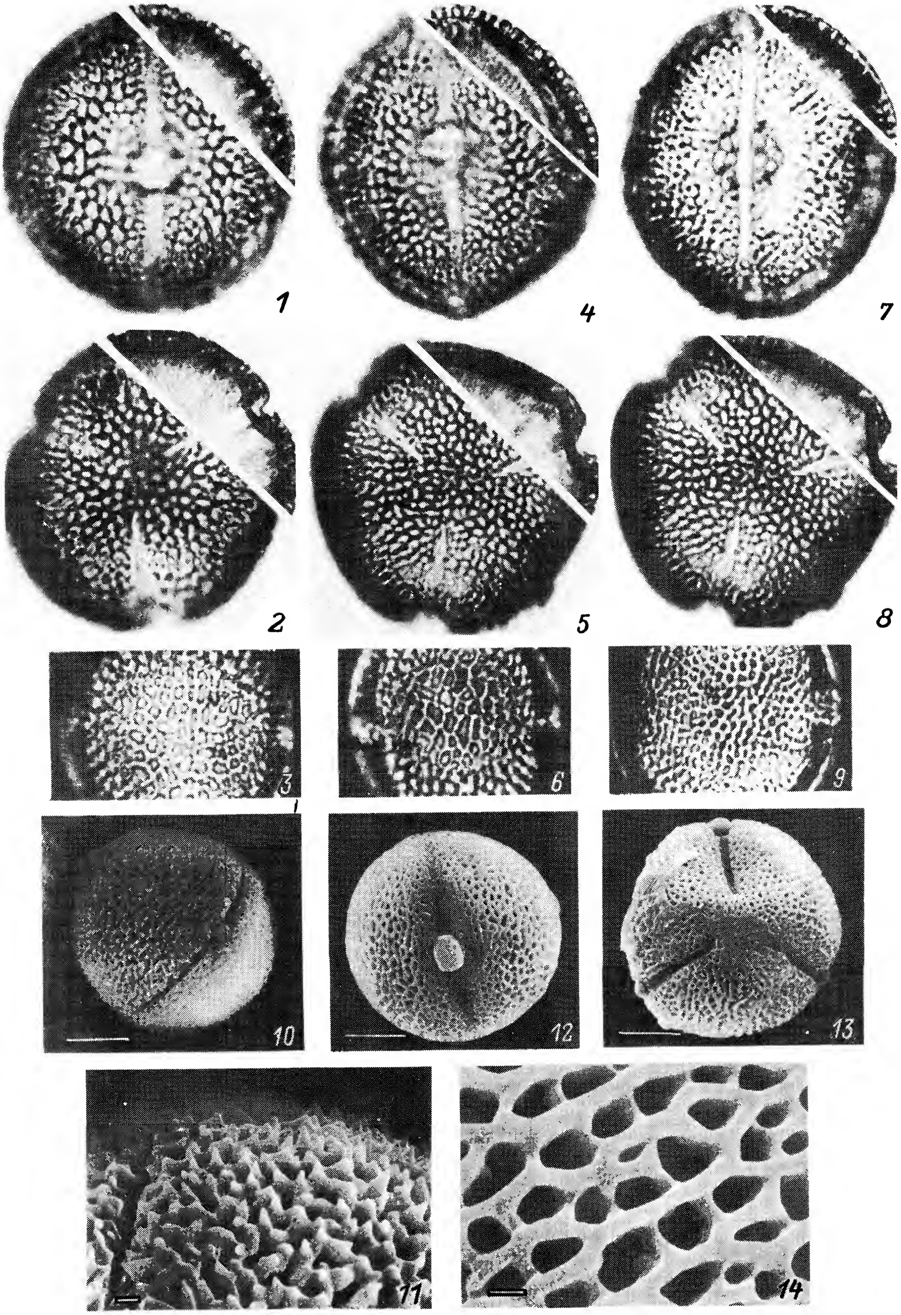


Таблица III.

1—3 — Cistus populifolius, *3* — деталь скульптуры экзины в экваториальной части мезокольпиума; *4—6 — C. laurifolius*, *6* — деталь скульптуры экзины в экваториальной части мезокольпиума; *7—9 — C. bourgaeanus*, *9* — деталь скульптуры экзины в экваториальной части мезокольпиума; *10 — C. salviifolius*; *11 — C. salviifolius*, деталь скульптуры экзины; *12—14 — C. parviflorus*, *14* — деталь скульптуры экзины. *1—9* — СМ, ×1000; *10, 12, 13* — СЭМ, ×900; *11* — СЭМ, ×3000; *14* — СЭМ, ×5000.
Масштабная линейка: *10, 12, 13* — 10 мкм; *11, 14* — 1 мкм.

2 р. 70 к.

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 1991. Т. 76. № 7. 921—1048.